Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin

Quantitative Untersuchungen zur Wechselwirkung zwischen Zentrum und Peripherie des rezeptiven Feldes retinaler Ganglienzellen der Katze

Phasische Reizung im Zentrum des rezeptiven Feldes bei konstanter Belichtung der Peripherie

INAUGURAL–DISSERTATION

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Ulrich Wolf Buettner
aus Lüneburg

1973

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin

Quantitative Untersuchungen zur Wechselwirkung zwischen Zentrum und Peripherie des rezeptiven Feldes retinaler Ganglienzellen der Katze

Phasische Reizung im Zentrum des rezeptiven Feldes bei konstanter Belichtung der Peripherie

INAUGURAL–DISSERTATION

zur

Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von

Ulrich Wolf Buettner

aus Lüneburg

Referent: Prof.Dr.Grüsser

Korreferent: Prof.Dr.Hager

UNIV. LEIDEN BIBL.

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen Fachbereiche der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 21. August 1973

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	3
2. Retina - Physiologische und anatomische Vorbemerkungen	4
3. Fragestellung	1o
4. Methodik	11
4.1 Präparation	
4.2 Reizapparatur	
4.3 Registrierung	
4.4 Verlaufskontrolle	
4.5 Reizanordnung	
4.6 Auswertung	
5. Ergebnisse	16
5.1. Impulsmuster und PST-Histogramme	
5.1.1. Beschreibung der Originalregistrierungen	
5.1.2. Beschreibung des PST-Histogramms	
5.1.3. Verhalten von On- und Off-Zentrum-Neuronen	
5.1.4. Veränderung durch Belichtung der RF-Peripherie	
5.2. Untersuchung der Summation von Bahnung bzw. Hemmung aus RF-Zentrum und RF-Peripherie	
5.2.1. Summation im PST-Histogramm	
5.2.2. Darstellung der Impulsfrequenzen in Abhängigkeit vom Modulationsgrad	
5.2.3. Lineare Regression	
5.3. Quantitative Messungen bei verschiedenem Modulationsgrad im RF-Zentrum	
5.3.1. PST-Histogramm bei verschiedenem Modulationsgrad	
5.3.2. Quantitative Beschreibung der Kurvenverläufe	
5.3.3. Linearitätsbetrachtung	
5.3.4. Beziehung zwischen Inhibitionskonstante und Impulsrate	

Seite

6. Diskussion der Ergebnisse 44
   6.1. Reaktion auf sinusförmige Reizung verschiedenen Modulationsgrades
   6.2. Wechselwirkung zwischen RF-Zentrum und RF-Peripherie
7. Formelanhang 51
8. Tabellen einiger Funktionswerte 53
9. Zusammenfassung 56
1o. Literaturverzeichnis 58

1. Einleitung

Die heutige Sehphysiologie stützt sich im wesentlichen auf Grundlagen, die bis Ende des 19. Jahrhunderts gelegt wurden. Man begann qualitativ und quantitativ zu beschreiben, was sich durch sinnesphysiologische Beobachtungen und die damalige zur Verfügung stehende Methodik erfassen ließ. Aus den experimentellen Resultaten wurden Hypothesen und Theorien entwickelt, die heute noch im Mittelpunkt sinnesphysiologischer Forschung stehen. E. MACH (1865) und E. HERING (1874) untersuchten Kontrastphänomene. Schon MACH postulierte "Wechselwirkungen" zwischen verschiedenen Netzhautstellen, um die Kontrasterscheinungen an Hell-Dunkelgrenzen zu erklären. Farbentheorien wurden entwickelt (I. NEWTON 1672, J.W. GOETHE 1810, T. YOUNG 1802, H. HELMHOLTZ 1867). FECHNER nahm schon 1862 in "Elemente der Psychophysik" eine quantitative Beziehung zwischen der Empfindung (E) und der Reizintensität (I) an ($E \sim \log I/I_s$).

Mit histologischen Methoden suchte man nach dem Substrat der sinnesphysiologischen Phänomene. Die einen postulierten für das Nervensystem ein neuronales Netz (GERLACH 1871, GOLGI 1885), worunter sie ein syncytiales Gewebe von Nervenzellkörpern verstanden,die mit ihren zahlreichen Verzweigungen ohne Grenzen ineinander übergehen, während von HIS (1886, 1889), FOREL (1887) und RAMON Y CAJAL (1888) die Integrität der Bausteine des Nervensystems gefordert wurde. Die Anschauung, wonach jede Nervenzelle eine trophische Einheit bildet, wurde in der Neuronentheorie (WALDEYER 1891) formuliert. Die Diskussion über beide Hypothesen dauerte bis in die dreißiger Jahre dieses Jahrhunderts. Erst allmählich setzte sich die Neuronentheorie durch, unter anderem auf Grund der Ergebnisse von Degenerationsversuchen, die zeigten, daß prä- bzw. postsynaptische Strukturen - je nachdem, wo eine Schädigung gesetzt wurde - von dieser nicht betroffen wurden. Endgültig wurde die Frage mittels der Elektronenmikroskopie durch ihr weit größeres optisches Auflösungsvermögen entschieden. (Näheres findet sich bei P. DIEPGEN, Geschichte der Medizin 1949)

Auch die Sehphysiologie machte sich eine neue Methode zunutze, die Elektrophysiologie, deren Entwicklung ebenso wie die der Histologie vom Stand der Technologie abhängig ist. Mit geeigneten Verstärkern und Mikroelektroden können seit ca. 2o Jahren die elektrischen Erscheinungen an Einzelzellen und -fasern untersucht werden.

2. Retina - physiologische und anatomische Vorbemerkungen

Die Retina enthält die Photorezeptoren und Neurone für die erste Stufe der Signalverarbeitung. Da die Retina entwicklungsgeschichtlich einen vorgeschobenen Hirnteil darstellt und experimentell gut zugänglich ist, eignet sie sich besonders gut zum Studium der Signalverarbeitung im Zentralnervensystem. Abbildung 1 zeigt ein Schema der Primatenretina nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen. Diese vereinfachte Darstellung zeigt deutlich die Komplexität der Verschaltung von 5 verschiedenen Neuronentypen. Die nicht in die direkte Sehbahn eingeschalteten Elemente, Horizontalzellen und Amakrinenzellen, beeinflussen möglicherweise die Verarbeitung von Reizen durch die vertikalen Elemente (Rezeptoren, Bipolarzellen und Ganglienzellen), die auf verschiedene Netzhautareale fallen und könnten damit zur Kontrastverschärfung beitragen. Sie sind möglicherweise verantwortlich für komplexe Funktionen von Ganglienzellen einiger Tierspezies wie Kontrast-, Bewegungs- und Richtungsdetektion.

E.D. ADRIAN und R. MATTHEWS leiteten 1927/1928 als erste Summenaktionspotentiale vom Sehnerven des excidierten Aalauges ab und suchten Beziehungen der Antwort zur Intensität und Fläche des Reizes. HARTLINE gelang es 1935, Aktionspotentiale von einzelnen Fasern des Nervus opticus von Fröschen abzuleiten. Er fand verschiedene Reaktionstypen, die in späteren Arbeiten (HARTLINE 1938, 194o a und b)

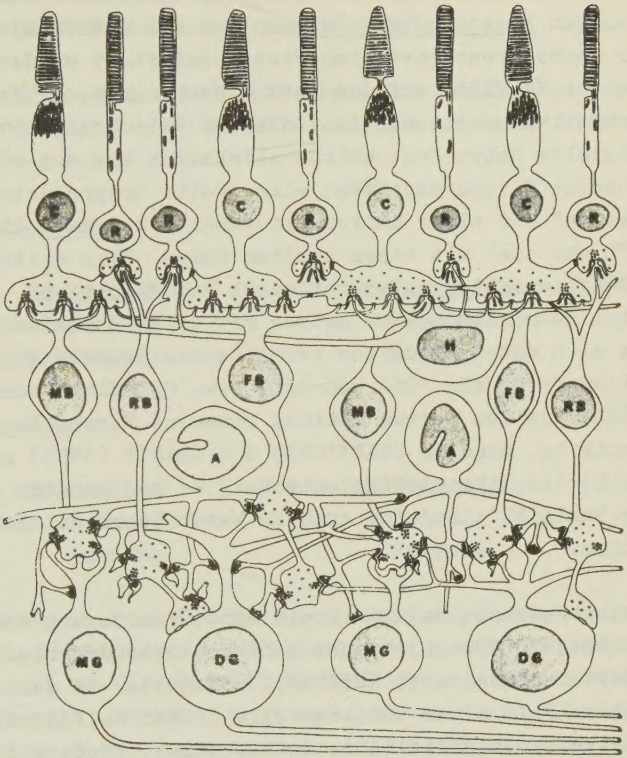


Abb. 1 Schematisierte Darstellung der synaptischen Kontakte in der Primatenretina. R, Stäbchen; C, Zapfen; MB, kleine Bipolaren; RB, Stäbchenbipolaren; FB, flache Bipolaren; H, Horizontalzellen; A, Amakrinezellen; MG, kleine Ganglienzellen; DG, diffuse Ganglienzellen (Aus DOWLING and BOYCOTT 1966)

ausführlich beschrieben wurden. Der Begriff des rezeptiven Feldes, geprägt von ADRIAN und Mitarbeitern zur Beschreibung desjenigen Froschhautareals, von dem aus die Impulsfrequenz einer mechanorezeptorischen Faser beeinflußt werden kann, wurde von HARTLINE auf die Retina übertragen. Er fand in der Froschretina Ganglienzellen, die bei Belichtung mit einer Impulsfolge antworten, welche allmählich bis auf ein konstantes Niveau abnehmen; eine zweite Gruppe antwortet bei "Licht an" mit einer kurzen Impulssalve und nach einer Pause bei "Licht aus" mit einer zweiten Salve. Eine dritte Gruppe von Ganglienzellen antwortet nicht bei "Licht an", sondern nur bei Ausschaltung des Reizes mit einer Entladungsfolge. Diese sich unterschiedlich verhaltenden Neuronengruppen bezeichnete er als "On-, On-Off- bzw. Off-Einheiten". Während HARTLINE aus dem Nervus opticus einzelne Fasern zur Ableitung präparierte, wandten SVAETICHIN und GRANIT (1939) und GRANIT (1950 b) die Mikroelektrodentechnik an und konnten auf diese Weise HARTLINE's Befunde auch an Warmblütern weitgehend bestätigen.

Neue interessante Befunde sowie eine Erweiterung der Ergebnisse von HARTLINE (1940 b) brachten Mikroelektrodenableitungen aus der Katzenretina durch KUFFLER (1952/1953). Er fand, daß das rezeptive Feld einer Ganglienzelle in der helladaptierten Retina keinen einheitlichen Aufbau zeigt, sondern in zwei unterschiedlich reagierende Teile zerfällt, die konzentrisch aufgebaut sind. Bei einer Neuronenklasse bewirkt die Belichtung des Zentrums eine Erhöhung der Impulsfrequenz, während Peripheriereizung zu einer Hemmung führt (On-Zentrum-Neurone). Eine zweite Neuronenklasse zeigt spiegelbildliches Verhalten. Bei Abschalten des Reizes verhalten sich die Ganglienzellen der Retina umgekehrt (Off-Zentrum-Neurone).

Eine weitere Unterteilung wird durch entweder phasische (Y-Zellen) oder tonische (X-Zellen) Reaktion der Zellen ermöglicht (ENROTH-CUGELL und ROBSON 1966).

Nach der Reaktionsweise bei Belichtung des rezeptiven Feldzentrums werden die Ganglienzellen der Katzenretina also folgendermaßen eingeteilt:

On-Zentrum-Neurone

	RF-Zentrum	RF-Peripherie
Reiz an	Bahnung	Hemmung
Reiz aus	Hemmung	Bahnung

Off-Zentrum-Neurone

	RF-Zentrum	RF-Peripherie
Reiz an	Hemmung	Bahnung
Reiz aus	Bahnung	Hemmung

Dieses Reaktionsschema ist gültig im helladaptierten Zustand. Bei zunehmender Dunkeladaptation dehnt sich das RF-Zentrum auf Kosten der RF-Peripherie (KUFFLER 1953, BARLOW, FITZHUGH und KUFFLER 1957, DOMBERG 1972) aus. Für die Froschretina konnte BARLOW (1953) HARTLINE's Befunde weitgehend bestätigen, fand darüberhinaus jedoch inhibitorische Umfelder für die "On-Off"-Einheiten. Seitdem sind rezeptive Felder verschiedener Tierspecies systematisch untersucht worden. In dieser Arbeit sollen nur Ergebnisse dargestellt werden, die an der Katze gewonnen wurden.

Die Reaktionen der Ganglienzelle auf Belichtung ihres rezeptiven Feldes können sehr gut durch die Annahme zweier sich überlagernder Vorgänge beschrieben werden, eines excitato-

rischen und eines inhibitorischen Prozesses, deren Intensität an jedem Ort des rezeptiven Feldes durch zwei um eine vertikale Achse rotierende Gaußfunktionen mit unterschiedlicher Höhe und Breite gegeben ist. Die nach Superposition beider Funktionen erhaltene Resultierende spiegelt die Erregbarkeit eines klassischen rezeptiven Feldes wieder (BEKESY 1960, WAGNER, Mac NICHOL und WOLBARSHT 1963, RODIECK 1965, ENROTH-CUGELL und ROBSON 1966, BÜTTNER und GRÜSSER 1968).

Abbildung 2 veranschaulicht das oben Beschriebene unter Zuhilfenahme der geläufigen Darstellung des rezeptiven Feldaufbaus. Die Resultierende, die auf diese Weise gewonnen wird, zeigt, daß im rezeptiven Feld Excitation und Inhibition summiert worden sind. Nichts wird jedoch darüber ausgesagt, wie und wo sich diese Prozesse abspielen.

Um zumindest Aussagen über das "wie" machen zu können, sind Reizanordnungen gewählt worden, die die Summation im RF-Zentrum zu untersuchen erlauben (BÜTTNER und GRÜSSER 1968, STONE und FABIAN 1968, FREUND und GRÜNEWALD 1969, GRÜSSER, SCHAIBLE und VIERKANT-GLATHE 1970, BÜTTNER Ch., BÜTTNER U. und GRÜSSER 1971). Diese Untersuchungen zeigen, daß Excitationsanteile innerhalb des RF-Zentrums sich nicht linear summieren. BÜTTNER und GRÜSSER nehmen laterale Hemmung als Ursache an, während STONE und FABIAN Membranprozesse dafür verantwortlich machen. Erregung und Hemmung summieren sich jedoch im rezeptiven Feldzentrum algebraisch, wie BÜTTNER Ch., BÜTTNER U. und GRÜSSER mit phasenverschobenen Lichtreizen zeigen konnten.

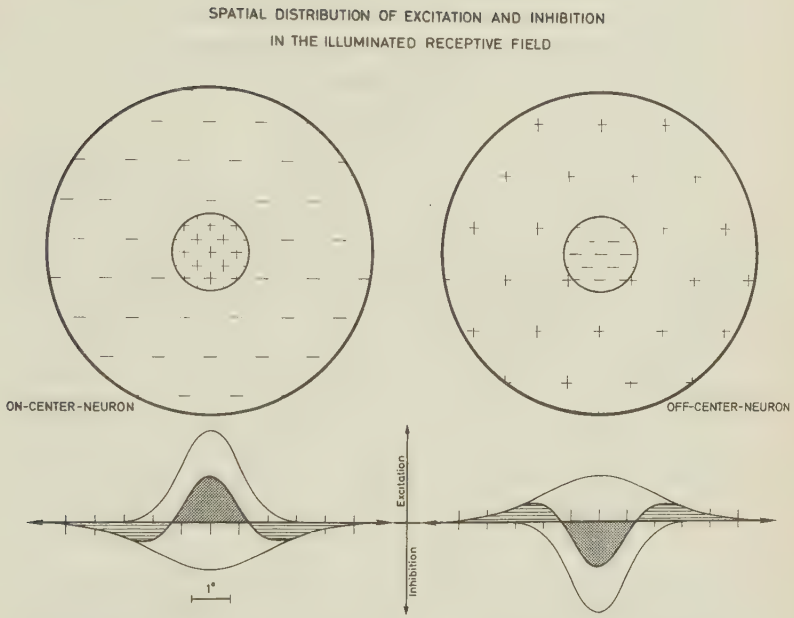


Abb. 2 Rezeptive Feldorganisation eines On- und eines Off-Zentrum-Neurons und die jeweils zugehörige Darstellung der Erregbarkeitsverteilung durch zwei sich überlagernde Gaußfunktionen verschiedener Höhe und Breite, die man sich räumlich um eine vertikale Achse rotierend vorstellen muß.

3. Fragestellung

Diese Arbeit befaßt sich mit der Interaktion von RF-Zentrum und RF-Peripherie. Es werden Aussagen gemacht über die neuronale Antwort bei sinusförmiger Amplitudenmodulation des Reizes im RF-Zentrum während konstanter Reizung der RF-Peripherie. Die Frequenz des phasischen Reizes wurde in allen Versuchen bei ungefähr 2,5 Hz gehalten.

In der vorliegenden Arbeit wird untersucht, wie die mittleren und maximalen Impulsraten vom Modulationsgrad des Lichtreizes abhängig sind; wie Excitation bzw. Inhibition aus der RF-Peripherie sich mit der Antwort aus dem RF-Zentrum summiert und ob diese Summation vom Modulationsgrad des Lichtreizes abhängig ist.

In einer sich in Vorbereitung befindenden Arbeit untersucht E. BUETTNER die Interaktion von RF-Zentrum und RF-Peripherie bei sinusförmiger Amplitudenmodulation des RF-Peripheriereizes sowie bei stufenweise abnehmenden Leuchtdichten im RF-Zentrum.

Eine weitere Arbeit, die sich mit der Fragestellung nach der Interaktion von RF-Zentrum und RF-Peripherie beschäftigt und dabei sinusförmig modulierte Lichtreize in die RF-Anteile projiziert bei variabler Frequenz und Phase der Reize, ist ebenfalls in Vorbereitung (LÜTTGERT, Pflügers Arch.Physiol. 1972, in Vorbereitung).

4. Methodik

4.1 Präparation

Als Versuchstiere dienten 15 ausgewachsene mit Pentobarbital-Na (Narcoren, 32 mg/kg) leicht narkotisierte Katzen. Um die bronchiale Schleimsekretion zu vermindern, wurde zusätzlich Atropinsulfat i.p. injiziert (o,1 mg). Es wurde ein Venenkatheter in die V. femoralis gelegt. Tracheotomie war wegen späterer Curarisierung und der daraus folgenden Notwendigkeit künstlicher Beatmung erforderlich.

Lokal am Auge wurde Atropin in wässriger Lösung zur Weitstellung der Pupillen sowie Aquamycetin (Chloramphenicol) appliziert und es wurden künstliche Pupillen eingesetzt (Haftschalen o Dptr., Öffnung des lichtdurchlässigen Spaltes horizontal 1,5 mm, vertikal 5 mm). Nun folgten einseitige Trepanation der Schädelkalotte und Entfernung der harten Hirnhaut. Lokalanästhesie der Trigeminusäste und des äußeren Gehörganges wurde mit Depot-Novanaest durchgeführt.

Die Katze wurde so in einem Kopfhalter fixiert, daß gleichzeitig die Lage des Koordinatensystems festgelegt wurde, womit die spätere stereotaktische Implantation der Mikroelektrode ermöglicht wurde. Zum Auffinden des Tractus opticus wurden die Koordinaten nach dem hirnanatomischen Atlas von Reinoso-Suarez (1961) eingestellt. Zur Ableitung wurden Wolframmikroelektroden benutzt (HUBEL 1957), die mit Insl X E 33-Lack isoliert wurden. Der Spitzendurchmesser betrug weniger als 1 µ. Die Elektrode wurde mit einem Mikromanipulator durch das Trepanationsloch in das Gehirn vorgeschoben.

4.2 Reizapparatur

In den ersten Versuchen bestand die Reizapparatur aus drei Xenon-Lampen (XBO 15o W), die unterschiedliche räumlich und zeitlich variable Muster auf einen Schirm projizierten, hinter dem sich die Katze in einem Abstand von 55 cm befand. Einer Xenonlampe waren ein rotierendes und ein festes Polarisationsfilter vorgesetzt, mit deren Hilfe die Leuchtdichte sinusförmig moduliert werden konnte. Der Amplitudenzeitverlauf dieses Reizes wurde über Photoelemente auf dem Oscillographen verfolgt.

Die Reizapparatur für den zweiten Teil der Versuche bestand wieder aus einer Xenon-Hochdrucklampe (XBO 45o W), die die Reizmuster über die Katze hinweg auf einen Schirm im Abstand von 18o cm vor dem Tier projizierte, von dem sie in das Katzenauge reflektiert wurden. Die Amplituden- und Frequenzmodulation des Lichtstromes wurde von einem Funktionsgenerator von Wavetek über ein steuerbares Netzgerät von Heinzinger XBO 45o W gesteuert. Die Apparatur erlaubt u.a. stufenlose Amplitudenmodulation bei konstanter mittlerer Leuchtdichte mit Modulationsgraden zwischen ungefähr 4 und 9o %. Bei der älteren Reizapparatur wurde die Konstanz der mittleren Leuchtdichte durch Aufeinanderprojektion zweier Lampen mit errechneten Neutralfilterkombinationen im Strahlengang erreicht. Die neuere Reizapparatur erlaubte mit höheren Lichtintensitäten zu reizen als die ältere beschriebene Apparatur.

4.3 Registrierung

Die Aktionspotentiale aus dem Tractus opticus wurden mit Mikroelektroden über zwei Verstärkerstufen gemeinsam mit dem Reizsignal einem Oscillographen von Tektronix RM 565 zugeführt. An den Ausgang des Oscillographen waren ein

akustischer Monitor, ein Zählgerät (Universalzähler UZ 71 "Hartmann und Braun"), ein Puls-Generator, der die Aktionspotentiale aus dem Tractus opticus der Katze in standardisierte Impulse verwandelte und ein Ampex SP 300 Tonbandgerät angeschlossen. Das Analogspeichergerät registrierte Original-Spikes, standardisierte Impulse sowie den Reiz. Ein weiterer Oscillograph diente als Hinterbandkontrolle während der Registrierung.

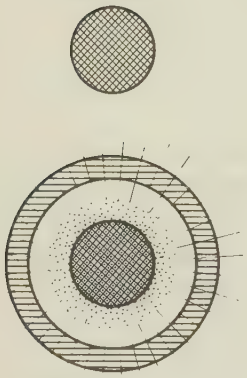
4.4 Verlaufskontrolle

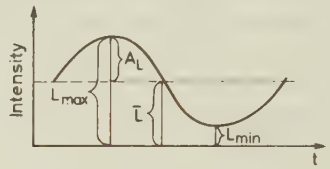
Um einwandfreie Versuchsbedingungen zu gewährleisten, wurde mittels Skiaskopie die Refraktion des Katzenauges bestimmt und die Hyperopie der Katze durch vorgesetzte Linsen korrigiert. Augenbewegungen wurden verhindert durch Dauerinfusion einer Lösung von Curarin-Asta (d-Tubocurarinchlorid 2 mg/Std.), Flaxedil (Gallamintriethiodid 16 mg/Std.) und 5 % Glucose in Ringerlösung. Eine Verlaufskontrolle wurde durchgeführt durch simultane Registrierung des ECG, Kontrolle der Körpertemperatur sowie durch häufige Ophthalmoskopie. Nach Einführen der Elektrode wurde das Trepanationsloch entweder mit Agar oder Knochenwachs ausgegossen, um Pulsationen zu verhindern.

4.5 Reizanordnung

Das RF-Zentrum wurde durch einen Lichtpunkt sinusförmig gereizt, während die RF-Peripherie durch einen Lichtring konstanter Leuchtdichte belichtet wurde. Gearbeitet wurde bei Adaptationsleuchtdichten von o,7 - 5 asb. Die Amplitude des Sinusreizes wurde zwischen 5 % und 96 % moduliert. Die Definition, die dem Modulationsgrad zugrunde liegt, wird in Abb. 3 erläutert. Durch geeignete Wahl und Position der Reizmuster wurden Streulichteffekte ausgeschlossen. Es wurde so vorgegangen, daß nach zunächst diffuser Beleuchtung des

STIMULUS PATTERNS AND PARAMETERS





$$m = \frac{L_{max} - L_{min}}{L_{max} + L_{min}} = \frac{A_L}{\bar{L}}$$

m = Degree of Modulation of Stimulus

$L_{max}(L_{min})$ = Maximal (Minimal) Stimulus Intensity

$\bar{L}$ = Average Stimulus Intensity

$$A_L = \frac{L_{max} - L_{min}}{2}$$

Abb. 3 Projektion der Reizmuster in das rezeptive Feld und Erklärung der wichtigsten Reizparameter.
Linke Bildseite:
oben - Reizmuster im RF-Zentrum
unten - Punktierung entspricht dem RF-Zentrum, die Strahlung stellt die RF-Peripherie dar.
Rechte Bildseite: Veranschaulichung der Definition des Modulationsgrades

Schirmes das RF-Zentrum der antwortenden Ganglienzelle aufgesucht wurde. In das RF-Zentrum wurde ein Reizpunkt projiziert von maximal ungefähr 2/3 des RF-Zentrum-Durchmessers, die Peripherie wurde durch einen Lichtring gereizt, dessen Innendurchmesser so groß war, daß typische Peripherieantworten hervorgerufen werden konnten. Die Lage des RF-Zentrums wurde fortlaufend kontrolliert, um eventuelle Veränderungen durch Augenbewegungen der Katze sofort zu bemerken.

4.6 Auswertung

Die auf Tonband registrierten Daten wurden mit einem Linc-8 -Digital-Computer von Digital Equipment nach verschiedenen Gesichtspunkten analysiert. Die verwendeten Programme ermittelten folgende Parameter zur Weiterverwendung.

1. Mittlere Impulsfrequenz $\overline{R}$
2. Maximale Zahl von Impulsen in einem Intervall mit einer Bin-Weite von 2o msec (R_{max})
3. Mittelwerte, Standardabweichungen der Mittelwerte (s. Formelanhang)
4. Normierung der $\overline{R}$ und R_{max} in % (Bezugsgröße ist jeweils entweder die Impulsrate bei Belichtung des Zentrums oder von Zentrum und Peripherie gleichzeitig.)
5. Lineare Regression zwischen $R_{max\ C+P}$ und $R_{max\ C}$:

   $\overline{R}_{C+P}$ und $\overline{R}_C$: $(\overline{R}\text{-}S)_{C+P}$ und $(\overline{R}\text{-}S)_C$
6. Statistische Signifikanzteste für 5.)
7. Auf iterativem Weg wurden die Konstanten der weiter unten beschriebenen Funktion bestimmt.

Zur Erläuterung von $\bar{R}$, R_{max} und R_{min} anhand eines PST-Histogramms siehe Abbildung 3a.

5. Ergebnisse

5.1 Impulsmuster und PST-Histogramme

Die quantitative Auswertung von 39 Neuronen erbrachte neben der Erarbeitung neuer Ergebnisse auch die Bestätigung der Befunde klassischer Untersuchungen über die Reaktionsweise von Ganglienzellen aus der Katzenretina innerhalb ihres rezeptiven Feldes.

5.1.1. Beschreibung der Originalregistrierungen

Die Abbildungen 4 und 5 stellen Originalregistrierungen dar, wie sie direkt mit einem Analogspeichergerät aufgenommen werden. In diesen Abbildungen sind einige Reiz-Reaktionsbeziehungen anschaulich wiedergegeben. Abbildung 4 beschreibt das Impulsmuster eines On-Zentrum-Neurons bei sinusförmigem

---

S = Impulsrate bei Fehlen von Reizmustern
= Grundaktivität des Neurons
Die Indizes C und P geben an, um welche Reizsituation es sich bei der jeweiligen Impulsrate handelt.
C= Reizmuster im RF-Zentrum
P= Reizmuster in RF-Peripherie

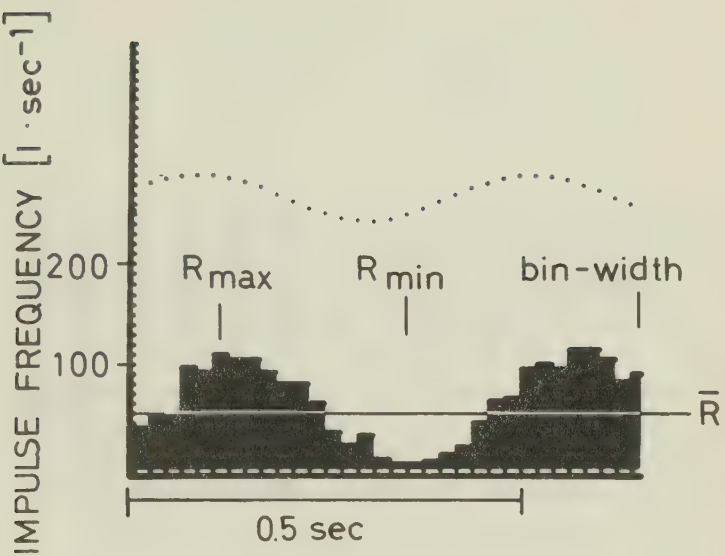


Abb. 3 a Veranschaulichung der aus einem PST-Histogramm ersichtlichen Parameter

Reiz unterschiedlichen Modulationsgrades. Die neuronale Antwort erfolgt deutlich sichtbar im ansteigenden Teil der Sinuskurve, während es bei geringer Belichtung zu Entladungspausen kommt. Die Impulsfrequenz nimmt zu niedrigen Modulationsgraden hin ab. Die rechte Seite der Abbildung gibt die Antwort eines On-Zentrum-Neurons auf Belichtung beider Teile des rezeptiven Feldes wieder. Ein Ring konstanter Leuchtdichte in der RF-Peripherie reduziert die Antwort dieser Ganglienzelle, wie aus dem Vergleich der linken und rechten Seite der Abbildung ersichtlich ist. Die untere Zeile der Abbildung zeigt, wie es auch bei unbelichtetem RF-Zentrum zu einer Verminderung der Impulsrate kommt, wenn der Peripheriereiz eingeschaltet wird. Die Abbildung 5 stellt in gleicher Weise die Ableitung eines Off-Zentrum-Neurons dar. Aus dem Voranstehenden können wir das Verhalten dieses Neurons schon weitgehend voraussagen. Während der geringsten Leuchtdichten im Verlauf einer Sinusperiode kommt es zu maximaler Entladung der Ganglienzelle, wogegen es - zumindest bei höheren Modulationsgraden - bei Leuchtdichten oberhalb des Mittelwertes zu Pausen in der neuronalen Antwort kommt. Zu niedrigen Modulationsgraden hin verhält sich die neuronale Antwort des Off-Zentrum-Neurons wie es auf Abb. 4 für ein On-Zentrum-Neuron beschrieben wird. Der Effekt einer zusätzlichen Peripheriereizung ist eine Zunahme der Impulsrate, wie aus der rechten Seite der Abbildung hervorgeht.

5.1.2. Beschreibung des PST-Histogramms

Bei der quantitativen Auswertung der experimentellen Daten mit dem Digital-Computer wurden "Peri-Stimulus-Time-Histogramme" (PST-Histogramme) berechnet. Abb. 3 a erläutert an einem solchen PST-Histogramm, welche Parameter bestimmt und weiterverwendet wurden. Die Zeitachse des Diagramms wird in Intervalle gleicher Länge unterteilt. (In diesen Auswertungen 1o oder 2o msec). Die Höhe jeder Säule ist proportional den über

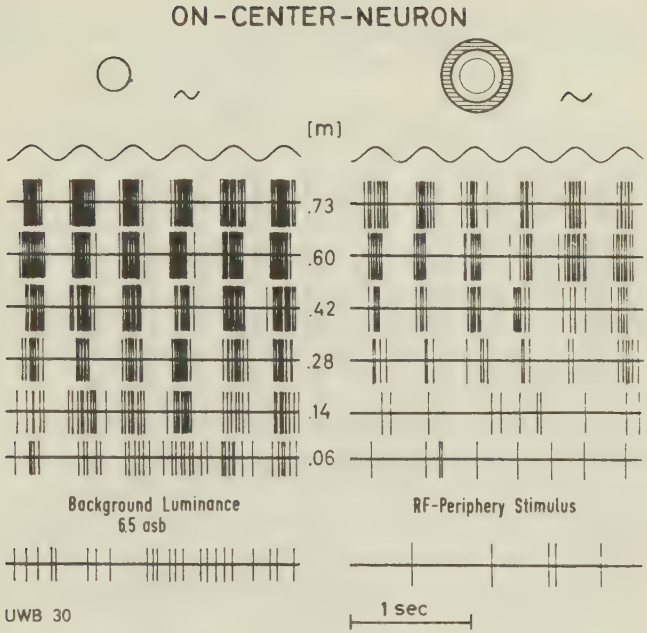


Abb. 4 Originalregistrierung eines On-Zentrum-Neurons. Die Reizsituationen sind eingezeichnet. Der Modulationsgrad nimmt von oben nach unten ab. Die neuronalen Antworten bei Hintergrundbeleuchtung und bei alleiniger Belichtung der RF-Peripherie sind in der untersten Reihe wiedergegeben (weitere Erklärungen im Text).

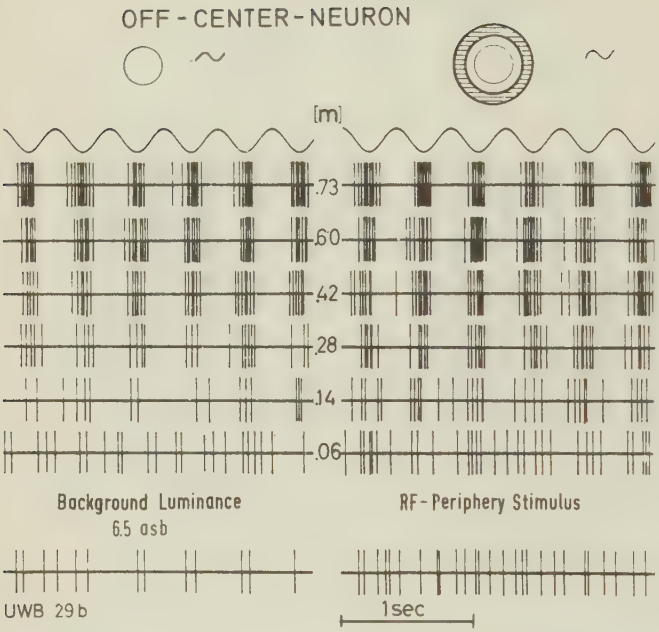


Abb. 5 Originalregistrierung eines Off-Zentrum-Neurons
(Erklärung siehe Abb. 4 und Text)

einem Intervall summierten Impulsen. Über die so dargestellte Antwort der Nervenzelle ist die zugehörige Amplitudenmodulation des Reizes eingetragen. Jedes Diagramm gibt die gemittelte Antwort auf 1o oder 2o Sinusreize wieder. Die Abbildungen 6-9 sind Zusammenstellungen von PST-Histogrammen von zwei On- und zwei Off-Zentrum-Neuronen.

5.1.3. Verhalten von On- und Off-Zentrum-Neuronen

Bei der Betrachtung der Diagramme in den Abbildungen 6 und 7 fällt zunächst auf, daß die neuronale Antwort von der Form des Sinusreizes abweicht, dieses umso mehr, je höher der Modulationsgrad des Eingangsreizes ist. In zweierlei Hinsicht ist diese Abweichung auffällig. Erstens sinkt die Impulsfrequenz nach jeder Entladungssalve auf null, es entstehen also Pausen und zwar in den Abbildungen 6 und 7 deutlich oberhalb eines Modulationsgrades von ca. o,3. Zweitens läßt sich in diesen Abbildungen eine Asymmetrie der neuronalen Antwort (RACKENSPERGER und Mitarbeiter 1965) bei Modulationsgraden oberhalb o,2-o,4 zeigen. Diese Asymmetrie besteht darin, daß bei On-Zentrum-Neuronen der Anstieg der neuronalen Antwort steiler erfolgt als die Abnahme.

In den Abbildungen 8 und 9 werden analog zwei Off-Zentrum-Neurone dargestellt. Die Abweichung der Form der neuronalen Antwort von der Form des Eingangsreizes kann ähnlich wie bei den Abbildungen 6 und 7 beschrieben werden. Es liegt ebenfalls eine Asymmetrie der Antwort vor, jedoch in dem Sinne, daß - besonders bei höheren Modulationsgraden - der Anstieg der Impulsfrequenz bis zu ihrem Maximum langsamer erfolgt als die Abnahme.

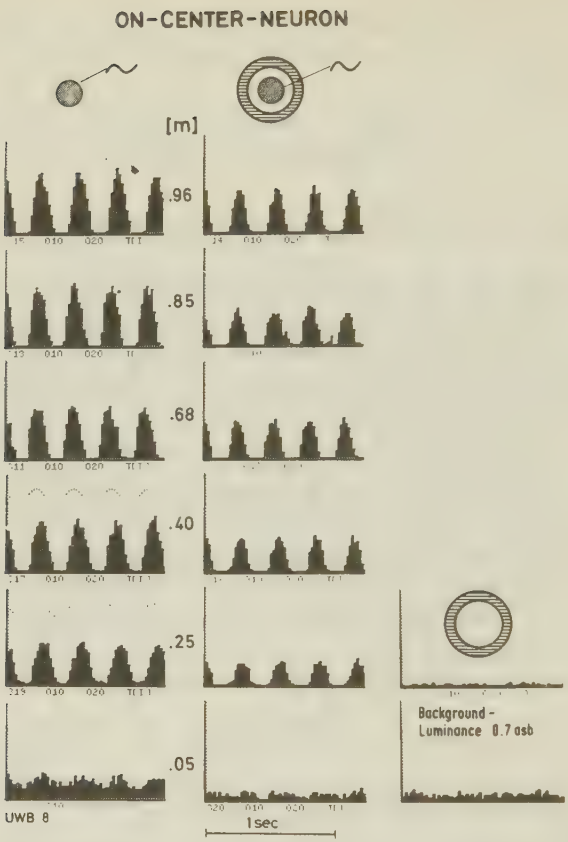


Abb. 6 PST-Histogramme, die mit einem Programm, das Impulsfrequenzen ermittelt, an einem Digital-Computer gewonnen wurden. Die Bin-Weite beträgt 2o msec. Es wurden 1o Sinusperioden ausgezählt. Jede einzelne Säule entspricht der Zahl der gemittelten Impulse auf eine Sekunde umgerechnet, die in einem bestimmten Intervall vom Triggerpunkt aus ausgezählt wurden.

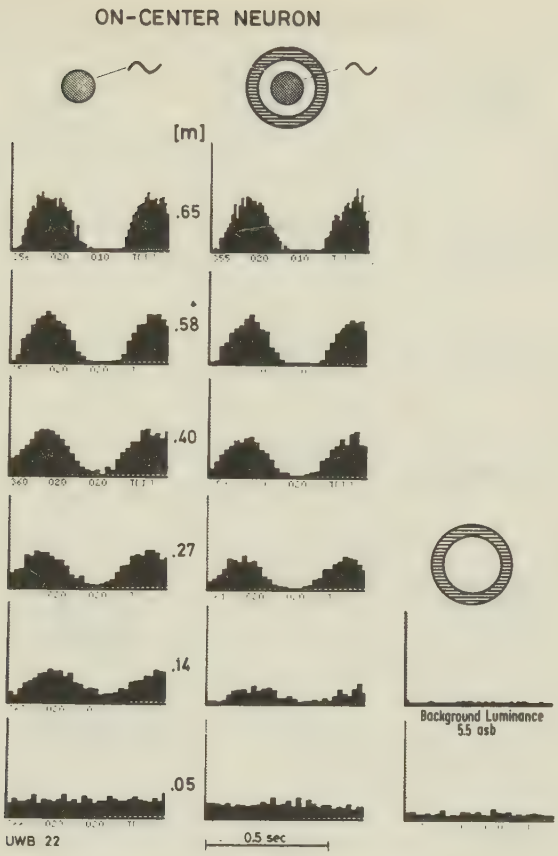


Abb. 7 Siehe Legende von Abb. 6 und Text (Im Unterschied zu Abb. 6 wurden 2o Sinusperioden ausgezählt).

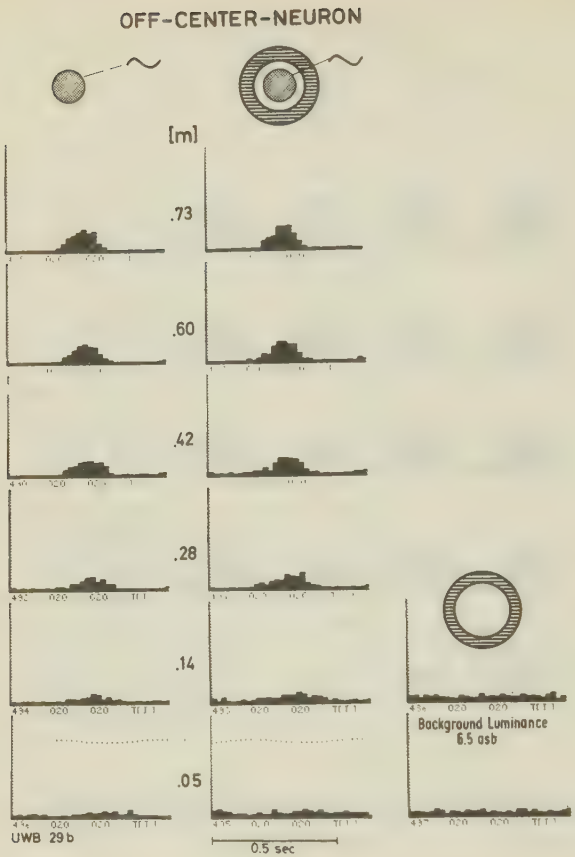


Abb. 8 Siehe Legende von Abb. 6 und Text (Im Unterschied zu Abb. 6 wurden 2o Sinusperioden ausgezählt).

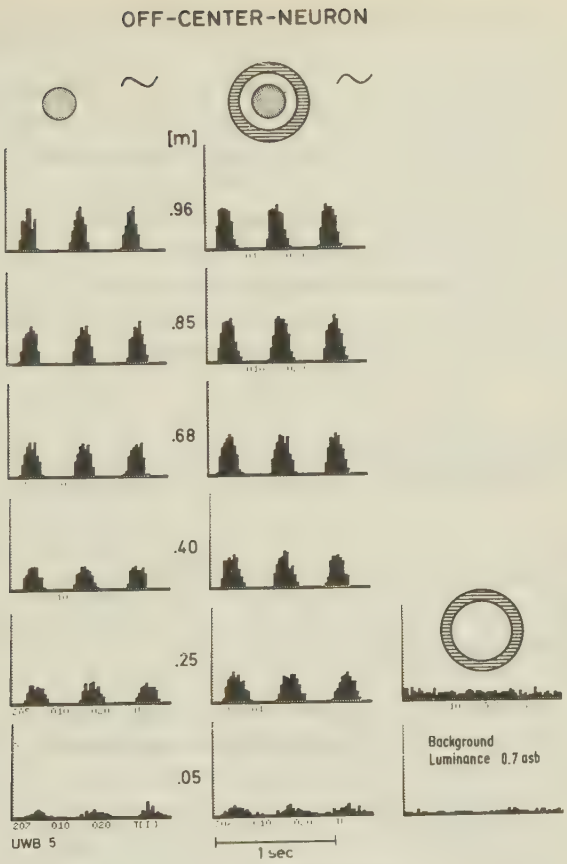


Abb. 9 Siehe Legende von Abb. 6 und Text

5.1.4. Veränderung durch Belichtung der RF-Peripherie

Die mittleren Spalten der Abbildungen 6-9 bestätigen, was nach der Analyse der Originalregistrierungen erwartet werden konnte. Wenn man die jeweils nebeneinander stehenden Diagramme vergleicht, so stellt man fest, daß nach zusätzlicher Belichtung der Peripherie des rezeptiven Feldes die Impulsraten von On-Zentrum-Neuronen deutlich abnehmen (Abb. 6 und 7), während bei Off-Zentrum-Neuronen (Abb. 8 und 9) eine Zunahme der Impulsfrequenzen vorliegt. Weiter kommt es bei Belichtung der RF-Peripherie zu einer Verminderung der Asymmetrie der Reizantwort.

5.2 Untersuchung der Summation von Bahnung bzw. Hemmung aus dem RF-Zentrum und der RF-Peripherie

Die Untersuchung dieser Frage erfordert getrennte und gemeinsame Reizung von RF-Zentrum und RF-Peripherie.

5.2.1. Summation im PST-Histogramm

Zunächst wurden die zeitlichen Eigenschaften des Peripherieeffektes während einer Sinusperiode ausgewertet. Zu diesem Zweck wurden zwei PST-Histogramme voneinander abgezogen (bei gleichem Modulationsgrad dasjenige mit der höheren Aktivität - entweder (C+P)-Erregung minus C-Erregung oder umgekehrt). Dies ist schematisch in Abbildung 1o dargestellt. Sie verdeutlicht, welche Phänomene die Differenzbildung beeinflussen. Neben der erwarteten Zu- bzw. Abnahme der Aktivität nach zusätzlicher Belichtung der RF-Peripherie kommt es zu der schon besprochenen Abnahme der Asymmetrie der neuronalen Antwort. Dies führt dazu, daß bei On-Zentrum-Neuronen der Phasenwinkel der Differenz positiv sein kann

gegenüber der Zentrumserregung (Abb. 11). Bei Off-Zentrum-Neuronen verschiebt sich der Phasenwinkel in entgegengesetzter Richtung gelegentlich derart, daß die Differenz negative Werte annimmt (Abb. 12). Deutlich wird sowohl für On- wie für Off-Zentrum-Neurone, daß die Impulsraten-Differenz nicht unabhängig von der Erregung im Zentrum ist. Zu diesem Zweck wurde die Impulsraten-Differenz zur Erregung im RF-Zentrum korreliert. Während die Off-Zentrum-Neurone wegen der großen Phasenverschiebung keine deutliche Korrelation aufweisen (Abb. 12), korrelieren die Impulsraten-Differenz und die Zentrumserregung bei On-Zentrum-Neuronen positiv. Die Korrelationskoeffizienten sind hoch. Nahezu alle ausgewerteten On-Zentrum-Neurone zeigen gleiches Verhalten.

5.2.2 Darstellung der Impulsfrequenzen in Abhängigkeit vom Modulationsgrad

Aus den PST-Histogrammen ließen wir uns die oben definierten Parameter R_{max} und $\overline{R}$ vom Computer ausdrucken und gelangten zu Darstellungen, wie sie in den Abbildungen 13-18 wiedergegeben sind, indem wir die jeweiligen Impulsraten gegen den Modulationsgrad auftrugen. Die Abbildungen 13 und 14 sind graphische Darstellungen von Einzelneuronen, während in den Abbildungen 15-18 Mittelwerte von Impulsraten eingezeichnet sind.

Die Summation des hemmenden Effektes aus der Peripherie und der Erregung aus dem Zentrum des rezeptiven Feldes bei einem einzelnen On-Zentrum-Neuron (Abb. 13) ist offensichtlich näherungsweise gleich für verschiedene Modulationsgrade. Die Summation wird hier als Differenz der mittleren Entladungsraten, maximalen Entladungsraten bei den verschiedenen Reizsituationen und der Differenz zwischen Grundaktivität und Aktivität bei alleiniger Peripheriereizung dargestellt.

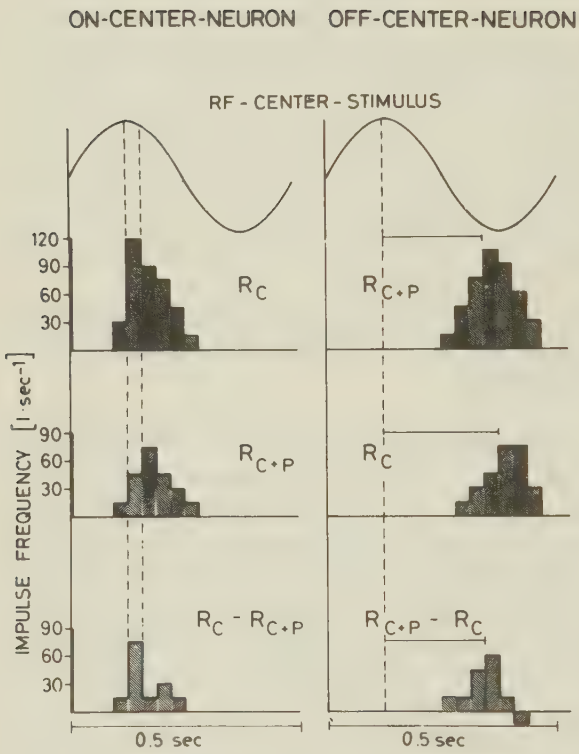


Abb. 1o Schematische Darstellung des Effektes von Phasenänderungen im PST-Histogramm auf Grund einer Änderung der Symmetrie der neuronalen Antwort

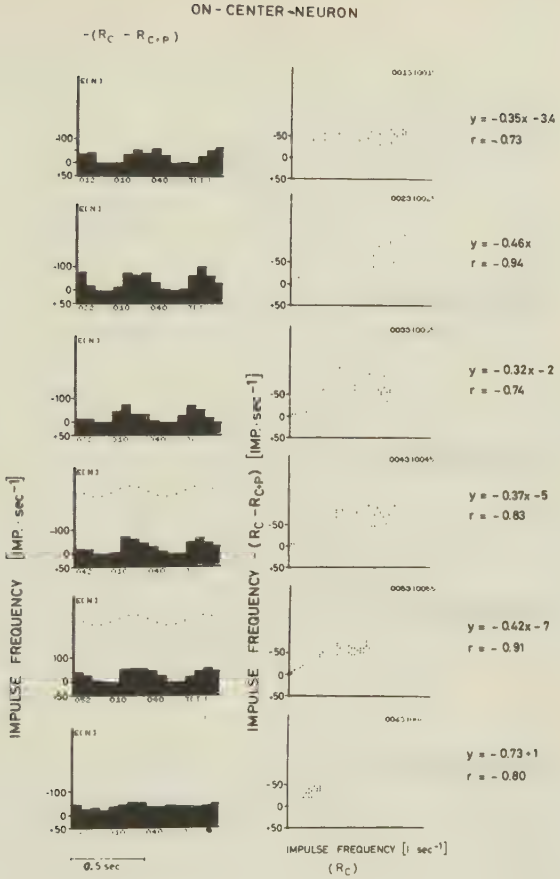


Abb. 11 On-Zentrum-Neuron
links: Differenz zweier PST-Histogramme
$(R_C - R_{C+P})$ - gleicher Modulationsgrad
rechts: Korrelation zwischen $(R_C - R_{C+P})$ und R_C

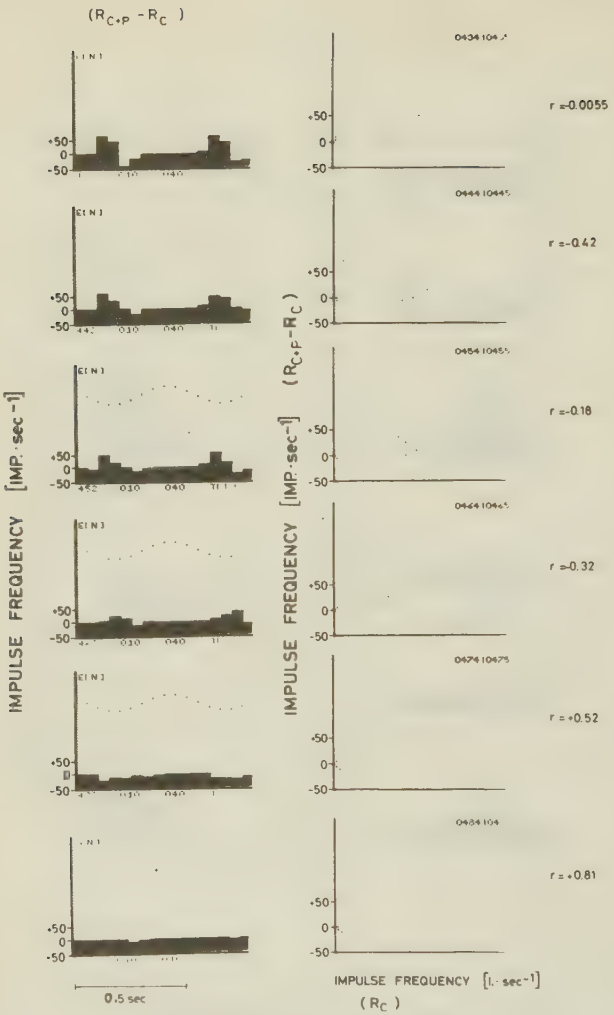


Abb. 12 Off-Zentrum-Neuron
links: Differenz zweier PST-Histogramme
(R_{C+P}-R_C) - gleicher Modulationsgrad
rechts: Korrelation zwischen (R_{C+P}-R_C) und R_C

Aus Abbildung 13 geht weiter hervor, daß die Differenz der Grundaktivität und der neuronalen Antwort bei alleiniger Peripheriereizung und die Differenz zwischen den mittleren Entladungsraten bei Zentrumsreizung und Zentrums- und Peripheriereizung bei niedrigem Modulationsgrad übereinstimmen. Für näherungsweise lineare Summation des konstanten Peripheriereizes sprechen auch die übrigen Befunde (Abb. 14 - 18). Dieses gilt also sowohl für einzelne On- als auch für Off-Zentrum-Neurone und wird bestätigt durch die gemittelten Ergebnisse (Abb. 15-18). In einer weiteren Auswertung wurde die Bahnung bzw. Hemmung aus der RF-Peripherie in Impulsen/sec gegen den Modulationsgrad des Reizes im RF-Zentrum aufgetragen (Abb. 2o). In diesem Diagramm sind die Werte aus den Abbildungen 15 und 16 berechnet worden. Für die maximalen wie für die mittleren Impulsfrequenzen gilt, daß sich keine deutlichen Unterschiede der Bahnung bzw. Hemmung bei verschiedenem Modulationsgrad im Zentrum nachweisen läßt, wenn man von der niedrigsten Modulationsgradstufe absieht, bei der geringere Peripherieeffekte nachgewiesen werden. Für On-Zentrum-Neurone läßt sich diese Abweichung von der Konstanz des Peripherieeffektes jedenfalls als Schwelleneffekt deuten.

5.2.3. Lineare Regression

Um das Verhalten von Bahnung und Hemmung weiter analysieren zu können, wurde die lineare Regression für maximale und mittlere Entladungsraten, sowie für letzere nach Abzug der Grundaktivität berechnet. Dies wurde für On- bzw. Off-Zentrum-Neurone durchgeführt. Es wurden Impulse/sec bei alleiniger Zentrumsreizung als Funktion von Impulsen/sec bei Zentrums- und Peripheriereizung betrachtet und daraus wurde die lineare Regression berechnet (Abb. 19). Diese Abbildung stellt eine Auswahl aus dem vorhandenen Material dar. Die Korrelationskoeffizienten der berechneten Geraden liegen für vergleichbare Daten hoch.

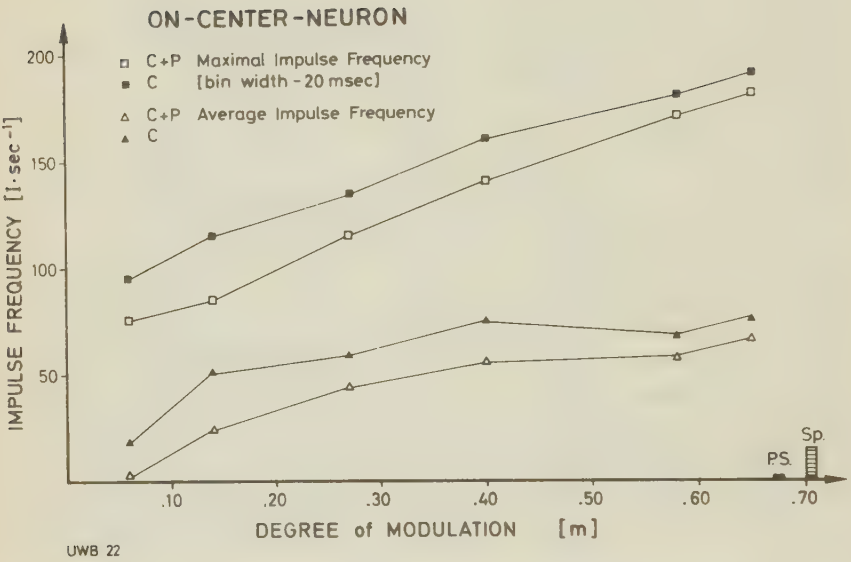


Abb. 13 Darstellung der maximalen und mittleren Impulsraten eines einzelnen On-Zentrum-Neurons als Funktion des Modulationsgrades. Die Differenz der jeweils beieinander liegenden Funktionen ist auf die in der RF-Peripherie ausgelöste Hemmung zurückzuführen.
Als Säulen sind die Entladungsraten bei alleiniger Peripheriereizung (P.S) und die Grundaktivität (Sp.) dargestellt.

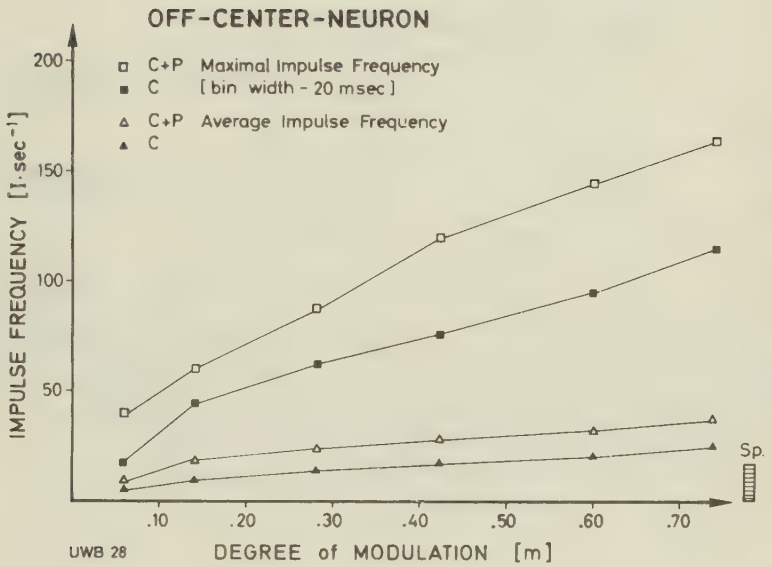


Abb. 14 Darstellung der maximalen und mittleren Impulsraten eines einzelnen Off-Zentrum-Neurons als Funktion des Modulationsgrades. Die Differenz der jeweils beieinander liegenden Funktionen ist auf die in der RF-Peripherie ausgelöste Bahnung zurückzuführen. Die Grundaktivität ist als Säule (rechts unten) dargestellt (Sp.).

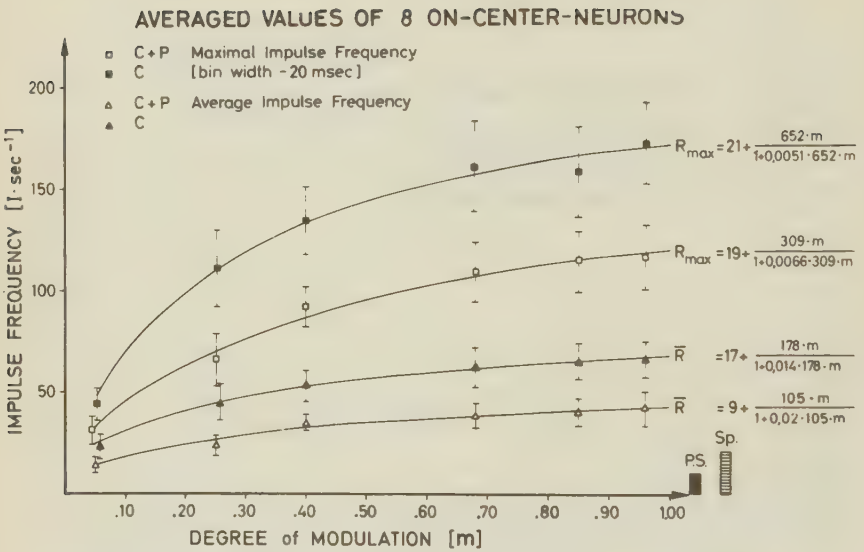


Abb. 15 Mittelwerte von 8 On-Zentrum-Neuronen. Eingezeichnet sind die Standardabweichungen der Mittelwerte. Die eingezeichneten Kurven sind mit Hilfe der jeweils nebenstehenden Funktionsgleichung berechnet worden. Die Säulen rechts unten entsprechen den Impulsraten pro sec der Grundaktivität (Sp.) und der Aktivität bei alleiniger Peripheriereizung (P.S.).
(R_{max}) = maximale Impulsrate.sec^{-1}
($\bar{R}$) = mittlere Impulsrate.sec^{-1}

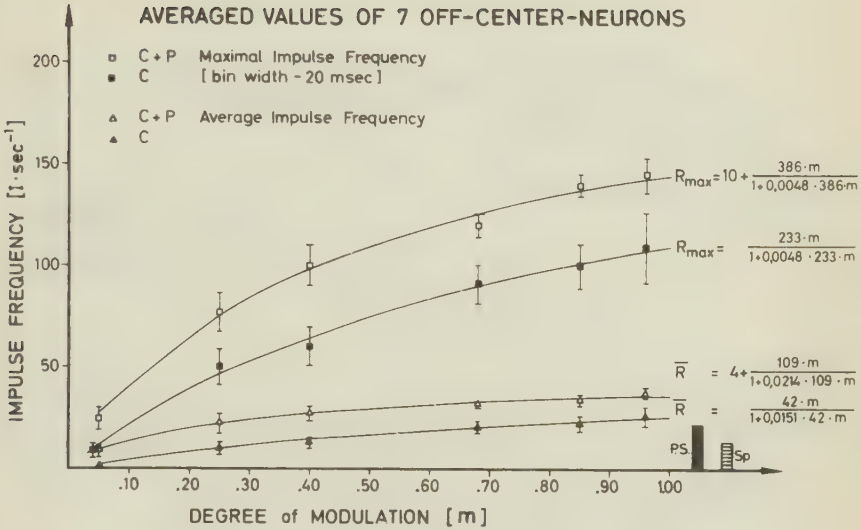


Abb. 16 Mittelwerte von 7 Off-Zentrum-Neuronen (Erklärung siehe Abb. 15 und Text).

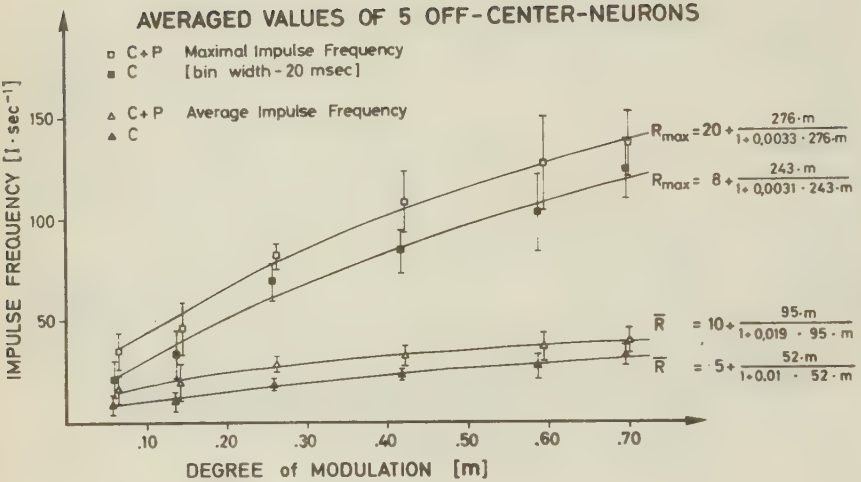


Abb. 17 Mittelwerte von 5 Off-Zentrum-Neuronen (Erklärungen siehe Abb. 15 und Text).

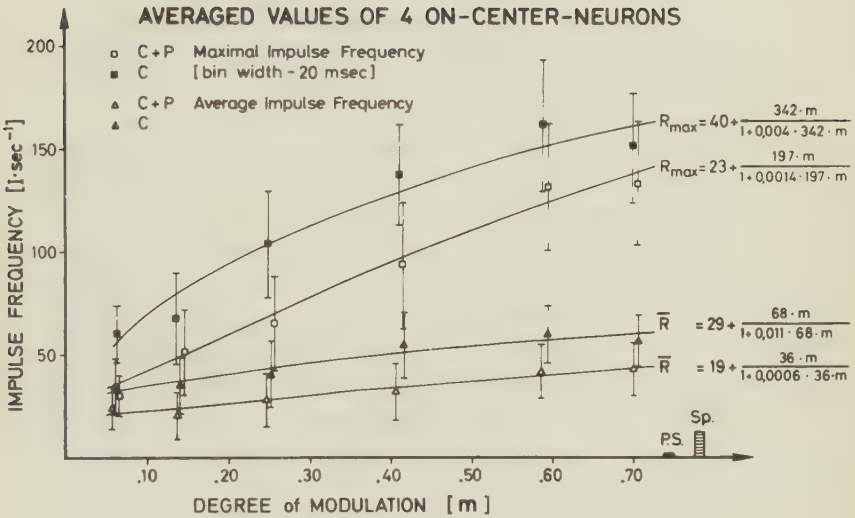


Abb. 18 Mittelwerte von 4 On-Zentrum-Neuronen (Erklärungen siehe Abb. 15 und Text).

Wenn die Behauptung, daß die Bahnung bzw. Hemmung aus der Peripherie unabhängig vom Modulationsgrad im Zentrum sei, richtig ist, müssen wir in dieser Darstellung für die Steigung der linearen Regression einen Wert von 1 erwarten (Bahnung bzw. Hemmung bezieht sich hier nur auf R_{max} und $\overline{R}$). Tatsächlich streuen die Werte a in der Gleichung $y = ax + c$ bzw. $y = ax - c$ um 1. Um die Aussagekraft dieser Behauptung zu erhöhen zogen wir statistische Methoden hinzu. Es wurden die Werte a_i der linearen Regressionsgeraden der in dieser Arbeit ausgewerteten Einzelneurone dem t-Test unterzogen (Student-Verteilung) und außerdem wurden die Vertrauensgrenzen berechnet (siehe Formelsammlung). Fur $t_{0,05}$ ergibt sich, daß keine signifikante Abweichung der Werte a_i der Regressionsgeraden von On-Zentrum-Neuronen und Off-Zentrum-Neuronen von 1 besteht. Weiter fanden wir, daß der Wert 1 für die Steigung der Regressionsgeraden bei allen durchgefuhrten Berechnungen innerhalb der Vertrauensgrenzen liegt. Die Steigungen der Regressionsgeraden von On-Zentrum-Neuronen unterscheiden sich nicht signifikant von denen der Off-Zentrum-Neurone. Je nachdem, ob Werte von On-, Off- oder On- und Off-Zentrum-Neuronen in den Test eingehen, können statt $t_{0,05}$ auch Werte bis $t_{0,7}$ angewandt werden, ohne die obige Aussage verwerfen zu mussen.

Es konnte mit statistischen Methoden gezeigt werden, daß unter gegebenen Voraussetzungen kein signifikanter Unterschied zwischen den Meßwerten und der Hypothese $a = 1$ besteht. Die "Nullhypothese" kann also zunächst nicht verworfen werden.

Zum gleichen Ergebnis führt die hier nicht wiedergegebene Darstellung der linearen Regressionsgeraden, wenn die maximalen und mittleren Impulsraten gegen den Modulationsgrad aufgetragen werden. Die Hemmung bzw. Bahnung aus der RF-Peripherie bewirkt etwa eine Parallelverschiebung der Regressionsgeraden.

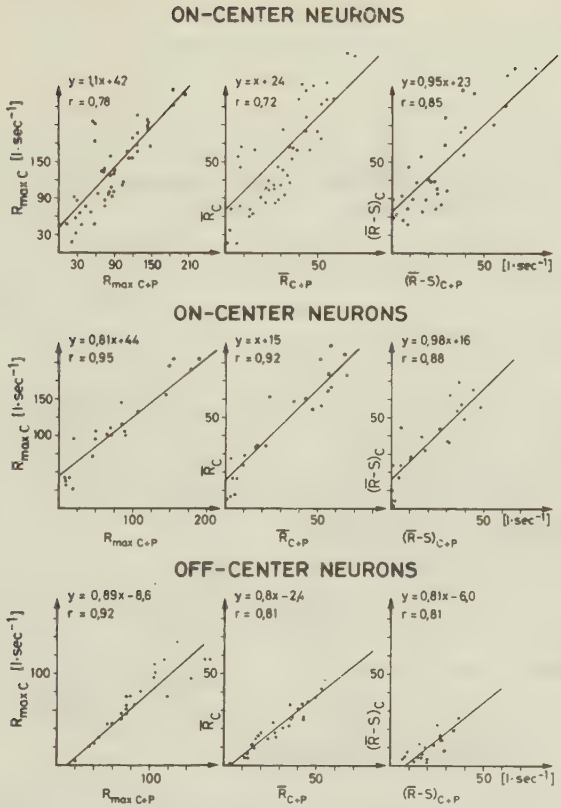


Abb. 19 Lineare Regressionsgeraden von On- und von Off-Zentrum-Neuronen. Es wird die neuronale Antwort der Ganglienzelle bei Reizung des RF-Zentrums als Funktion der Antwort bei Belichtung beider RF-Anteile betrachtet, wie im Text beschrieben wurde.
(R_{max}) = maximale Impulsrate.sec^{-1} (Bin-Weite 20 msec)
($\overline{R}$) = mittlere Impulsrate.sec^{-1}
($\overline{R}$-S) = mittlere Impulsrate.sec^{-1} nach Abzug der Spontanaktivität
(r) = Korrelationskoeffizient

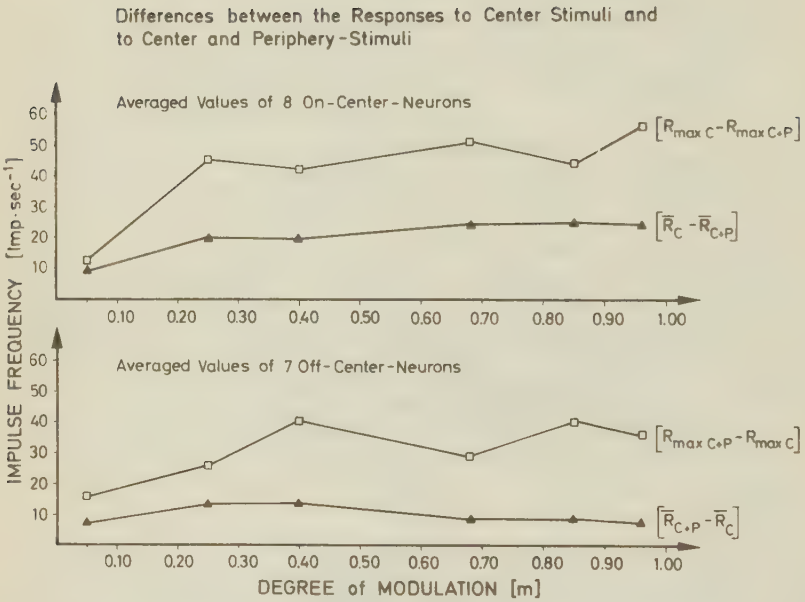


Abb. 2o Darstellung der Hemmung (On-Zentrum-Neurone) und der Bahnung (Off-Zentrum-Neurone), hervorgerufen durch Belichtung der RF-Peripherie (Die Werte sind den Abb. 12 und 13 entnommen). Eingezeichnet sind die Differenzen der maximalen und mittleren Entladungsraten als Funktion des Modulationsgrades. Beschriftung wie in den vorangegangenen Abbildungen.

5.3 Quantitative Messungen bei verschiedenem Modulationsgrad im RF-Zentrum

5.3.1. PST-Histogramm bei verschiedenem Modulationsgrad

Schon bei der Beurteilung der Originalregistrierungen und PST-Histogramme (Abb. 6-9) fiel auf, daß die maximalen und mittleren Impulsfrequenzen zu niedrigen Modulationsgraden hin abnehmen. Eine genauere Analyse ermöglichen die aus den Histogrammen gewonnenen Parameter, die als Funktion des jeweiligen Modulationsgrades aufgetragen sind (Abb. 13-18).

5.3.2. Quantitative Beschreibung der Kurvenverläufe

Die Mittelwerte der R_{max} und $\overline{R}$ von 8 On-Zentrum-Neuronen (Abb. 15) steigen - mit einer Ausnahme - zwischen den Modulationsgraden 0,05 und 0,96 monoton an. Zur Beschreibung des Verhaltens dieser Mittelwerte eignet sich eine Gerade nur sehr unvollkommen. Das oben Gesagte gilt gleichermaßen auch für die Neurone der Abbildungen 16-18, wird jedoch in den Abbildungen 15 und 16, bei deren Erstellung mehr Neurone in die Mittelwertberechnung eingegangen sind als in den Abbildungen 17 und 18, eindrucksvoller gezeigt als in den beiden darauffolgenden Darstellungen.

Für die Beschreibung dieser Ergebnisse bietet sich ein Modell für multiplikative (shunting) Vorwärtsinhibition an, wie es ausführlich bei FURMAN (1965) und BÜTTNER, GRUSSER (1968) beschrieben wurde. Diesem Modell liegt die Annahme zugrunde, daß in einem Rezeptor-Neuronen-System durch präsynaptische inhibitorische Einflüsse die synaptische Übertragung genemmt und damit das postsynaptisch gebildete Generatorpotential vermindert wird. Das Modell vermag sehr gut sich sättigende, also sich nicht-linear verhaltende Prozesse zu beschreiben. Die

allgemeine Form der Funktion lautet:

$$y = \frac{ax}{1 + bx} \qquad (1)$$

worin a und b konstant sind.

Übertragen auf die Verhaltnisse in der Retina und unsere Reizsituation müssen wir schreiben

$$R = \frac{\alpha \cdot m}{1 + K_i \alpha m} \qquad (2)$$

wobei R allgemein Impulsfrequenz . sec^{-1}, α einen Gewichtsfaktor, m den Modulationsgrad des Reizes und K_i die Konstante der Inhibition bedeutet. Um die Daten adäquat beschreiben zu können, muß man eine weitere Konstante S_o einfuhren, die identisch ist mit dem Ordinatenwert, den die jeweilige Funktion im Schnitt mit der y-Achse erhält. Die endgültige Form der Gleichung, die der Berechnung der Konstanten auf iterativem Weg mit Hilfe des Computers zugrunde lag, ist folgende:

$$R = S_o + \frac{\alpha \cdot m}{1 + K_i \alpha m}$$

In den Abbildungen 15 - 18 sind nicht die Meßwerte miteinander verbunden worden, sondern es wurde die jeweils berechnete Funktion eingezeichnet, und zwar die, die bei der Errechnung der Konstanten die geringsten quadratischen Abweichungen aufwies.

Die obige Beschreibung ist gleichermaßen für die bei Belichtung der RF-Peripherie ermittelten Werte gültig.

5.3.3. Linearitätsbetrachtung

Aus diesen Untersuchungen geht also hervor, daß eine lineare Vorhersage sich nur schlecht mit den experimentellen Daten deckt, denn mit ansteigendem Modulationsgrad ergeben sich geringere Impulsraten als ein System mit linearen Übertragungseigenschaften erwarten läßt. Die Abweichungen dieser Ergebnisse von einer linearen Vorhersage sind sowohl fur On- wie für Off-Zentrum-Neurone deutlich oberhalb eines Modulationsgrades von 0,2 - 0,4.

5.3.4. Beziehung zwischen Inhibitionskonstante und Impulsrate

Eine graphische Darstellung der jeweils errechneten Inhibitionskonstanten (Abb. 21) stellt eine Beziehung zwischen Impulsrate und Inhibitionskonstante her. Zu den maximalen Impulsraten gehören kleinere K_i-Werte als zu mittleren Impulsraten. Dies stimmt mit der Vorstellung überein, daß die K_i-Werte umso größer werden, je geringer die Impulsrate des Neurons ist. Überlagert wird diese Gesetzmäßigkeit dadurch, daß die K_i-Werte die Funktion linearisieren, wenn sie gegen null streben.

In einer zweiten Darstellung wurden die $\alpha \cdot K_i$-Werte gegen den Modulationsgrad aufgetragen und der Erwartung entsprechend fanden wir, daß jeweils die Kurve der höheren Impulsraten auch dem größeren Produkt $\alpha \cdot K_i$ entspricht. Die graphische Darstellung der K_i-Werte und der $\alpha \cdot K_i$-Werte veranschaulicht die Konstanten und setzt sie in Beziehung zu den experimentell gefundenen Daten.

Um die Abhängigkeit der neuronalen Antwort vom Modulationsgrad weiter zu untersuchen, wurden die Daten normiert und in Prozent des jeweiligen Bezugswertes angegeben. Es ergaben sich jedoch keine neuen Gesichtspunkte. Deshalb wurde auf die

Darstellung verzichtet. Die Abhängigkeit des Quotienten $\frac{R_{max}-R_{min}}{R}$ von dem Modulationsgrad wurde untersucht, ohne daß jedoch schlüssige Beziehungen gefunden worden wären.

6. Diskussion der Resultate

Die in dieser Arbeit unter den beschriebenen Reizbedingungen gewonnenen Ergebnisse erlauben, etwas über die Summation von Reizen im RF-Zentrum und innerhalb des gesammten rezeptiven Feldes auszusagen, sowie den Verlauf der neuronalen Antwort gegenüber dem Eingangsreiz als entweder linear oder nicht-linear zu kennzeichnen.

Bei der Wiedergabe der Ergebnisse wurde das Vorhandensein von atypischen Neuronen entsprechend den Ergebnissen von ENROTH-CUGELL und ROBSON (1966) nicht berücksichtigt. Auch während dieser Versuche wurden Zellen gefunden, die bezüglich des Reizmodulationsgrades im RF-Zentrum sich entweder wie die X-Zellen oder Y-Zellen in der zitierten Veröffentlichung verhielten. Sich bezüglich ihres Feldaufbaues atypisch verhaltende Neurone (SPINELLI 1966) wurden nicht verwendet.

6.1 Reaktion auf sinusförmige Reizung verschiedenen Modulationsgrades

Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen deutlich, daß die Verlaufsform der neuronalen Antwort der sinusförmigen Reiz-Zeit-Funktion am Eingang nur bei niedrigsten Modulationsgraden ähnelt und dann eher noch bei zusätzlicher Belichtung der RF-Peripherie. Die Abweichungen von der Form des Eingangsreizes wurden beschrieben von LUNKENHEIMER und GRÜSSER (1966) und von RACKENSPERGER (1967). Bei On-Zentrum-Neuronen liegt das Maximum der Antwort vor dem Maximum des Eingangsreizes (sinusförmiger Eingang), während es bei Off-Zentrum-Neuronen umgekehrt ist.

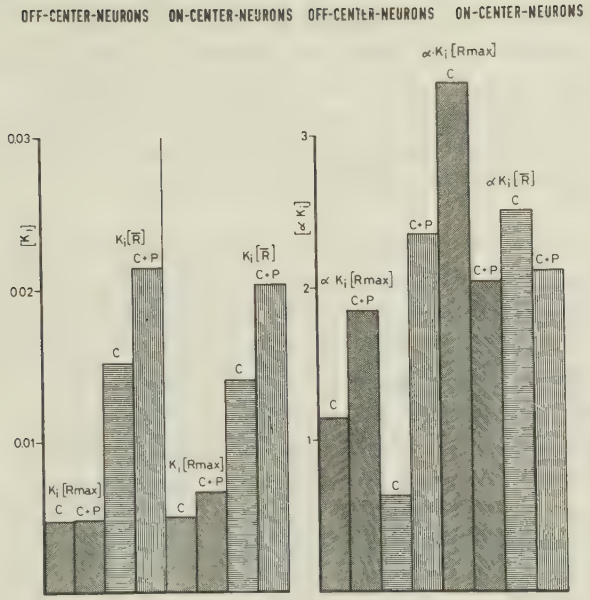


Abb. 21 Darstellung der Inhibitionskonstante K_i und der Konstante α. K_i für die verschiedenen Reizsituationen sowohl für maximale wie für mittlere Entladungsraten. Jeder Wert K_i bzw. $\alpha . K_i$ gilt für eine Funktion der Impulsfrequenz.sec^{-1} von dem Modulationsgrad. Bezeichnungen entsprechend denen in den vorangegangenen Abbildungen. Weitere Erklärungen im Text.

HUGHES und MAFFEI (1966) beschrieben die Antwort bei sinusförmiger Reizung in Form eines Sinus mit geringer Verzerrung. In ihren Versuchen benutzten HUGHES und MAFFEI (1966), MAFFEI (1968) und CERVETTO (1968) und MAFFEI, CERVETTO und FIORENTINI (197o) jedoch sehr niedrige Modulationsgrade (o,25 - in einem Fall etwas höher) und niedrige Leuchtdichten der Reize, die das ganze rezeptive Feld betrafen. Dadurch sind die unterschiedlichen Ergebnisse erklärlich.

In dieser Arbeit wurde die Summation im RF-Zentrum mit Reizen untersucht, deren Stärke gekennzeichnet ist durch den Quotienten von Amplitude und mittlerer Leuchtdichte des Reizes. Bei konstanter mittlerer Leuchtdichte konnte der Quotient (Modulationsgrad) verändert werden. Die auf diese Weise gewonnenen Daten sind vergleichbar mit Ergebnissen von CLELAND und ENROTH-CUGELL (1966), die ebenfalls Summation im RF-Zentrum durch Variation des Modulationsgrades untersuchten. Ihre veröffentlichten Daten zeigen gleichfalls ein Verhalten, das durch eine lineare Gleichung nicht beschrieben werden kann. Auch die Erregungssummation bei Variation der Reizfläche, der Reizintensität, der Anzahl der Reizpunkte im RF-Zentrum und der Änderung der Phase mehrerer in das RF-Zentrum projizierter Punkte (BÜTTNER und GRÜSSER 1968, STONE und FABIAN 1968, FREUND und GRÜNEWALD 1969, GRÜSSER, SCHAIBLE und VIERKANT 197o, CREUTZFELDT, SAKMANN, SCHEICH und KORN 197o, Chr. BÜTTNER, U. BÜTTNER und GRÜSSER 1971; eine Zusammenfassung siehe auch GRÜSSER 1971), ergab nichtlineare Komponenten für die Summation von Erregung und Hemmung.

BÜTTNER und GRÜSSER (1968) erklären die Abweichung der Ergebnisse von linearer algebraischer Summation durch laterale Hemmungsprozesse, während STONE und FABIAN (1968) Membranprozesse für das gleiche Ergebnis verantwortlich machen. In der Arbeit von CREUTZFELDT, SAKMANN, SCHEICH und KORN

(1970) werden direkte unabhängige Rezeptor-Bipolaren Kanäle angenommen und das Dendritenfeld der Ganglienzelle als wahrscheinlichster Ort der Summation betrachtet. Doch schon die Tatsache, daß die Bipolaren ein antagonistisch aufgebautes rezeptives Feld besitzen, wie es auf Grund intrazellulärer Ableitungen angenommen werden muß (KANEKO und HASHIMOTO 1969, DOWLING 1970), spricht für eine Interaktion schon in der Schicht der Rezeptoren, Horizontalzellen und Bipolarzellen.

Im RF-Zentrum gleichzeitig ausgelöste Excitation und Inhibition summiert sich linear nach den Ergebnissen von Chr. BÜTTNER und Mitarbeiter (1971). Diese Aussage impliziert das Vorhandensein einer zweiten Hemmungsform im RF-Zentrum, die direkt an der Ganglienzelle wirksam sein muß. Die Autoren beschreiben ein Modell von subtraktiver postsynaptischer Inhibition, das die Daten zufriedenstellend wiedergibt.

STONE und FABIAN (1968) fanden dagegen mit zwei Reizpunkten auch für gleichzeitige Excitation und Inhibition im RF-Zentrum nicht-lineare Antworten. Es liegen also unterschiedliche Befunde vor, die möglicherweise darauf zurückzuführen sind, daß letztere bei ihren Experimenten Rechteckreize benutzen. Als Modell für die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit wurde nach U. BÜTTNER und GRÜSSER (1968) präsynaptische multiplikative (shunting) Vorwärtsinhibition (FURMAN 1965) angenommen. Laterale Inhibitionsmechanismen finden möglicherweise sowohl in der Schicht der Horizontalzellen als auch der Amakrinen statt. Die Daten können zwar zufriedenstellend, wie in den Abbildungen 15-18 gezeigt wurde, durch eine Gleichung, die "shunting-inhibition" voraussetzt, beschrieben werden, doch kann über die Lokalisation und den Mechanismus nur spekuliert werden. Die Abweichung der hier mitgeteilten Daten von linearer Beziehung zwischen $\bar{R}$ und m bei einem Modulationsgrad oberhalb von 0,4 kann formal erklärt werden:

1. durch ein veränderliches Schwellenverhalten des Systems in dem Sinne, daß die Schwelle für die Auslösung eines Aktionspotentials in Abhängigkeit von der Entladungsrate ansteigt (REISS 1962, WILSON 1966, EYSEL und GRÜSSER 197o),

2. durch Membranprozesse, wie sie speziell für Rezeptoren der Amphibienretina postuliert wurden. In Abhängigkeit von der Erregung des Rezeptors soll sich eine Substanz bilden, welche schon an der Rezeptorenmembran die Kanäle, über die die Erregung fortgeleitet wird, verschließt (BAYLOR und FUORTES 197o),

3. durch die Eigenschaft erregbarer Membranen, Aktionspotentiale nur bis zu einer oberen Grenzfrequenz bilden zu können, d.h. zumindest in einem bestimmten Bereich nichtlineare Übertragungseigenschaften zu besitzen oder

4. besteht die Möglichkeit, daß im Verlauf des erregten Rezeptor-Bipolaren-Ganglienzellkanals z.B. bei On-Zentrum-Neuronen erregende Kollateralen hemmende Zellen aktivieren, die den erregten Kanal wiederum in Abhängigkeit von dessen Erregung hemmen können. Dieser Vorgang könnte sich auf jedem Zellniveau abspielen.

6.2 Wechselwirkung zwischen RF-Zentrum und RF-Peripherie

Im Gegensatz zu den zahlreichen quantitativen Ergebnissen über Erregunssummation im RF-Zentrum, wurde die quantitative Untersuchung der Interaktion von RF-Zentrum und RF-Peripherie bisher vergleichsweise wenig bearbeitet. Die Ergebnisse von HARTLINE und RATLIFF (1957, 1958) über die hemmende Interaktion von Rezeptoreinheiten beschränken sich auf das Limulusauge und dürfen nicht auf die Katzenretina übertragen werden.

Sie fenden, daß der inhibitorische Einfluß eines erregten Ommatidiums auf ein Nachbarommatidium linear mit der Reizstärke korreliert ist. Außerdem berichten sie von linearer Summation der inhibitorischen Wirkung zweier genügend weit auseinander liegender Ommatidien auf ein drittes.

ENROTH-CUGELL und PINTO (197o , 1972) beschrieben für Neurone der Katzenretina eine einfache algebraische Addition der Antworten aus dem RF-Zentrum und der RF-Peripherie. Dies steht in Einklang mit Veröffentlichungen von MAFFEI und CERVETTO (1968) und MAFFEI, CERVETTO und FIORENTINI (197o), in denen auch die Vermutung ausgesprochen wird, daß zwischen RF-Peripherie und RF-Zentrum eine lineare Interaktion stattfindet.

Die vorstehenden Daten bestätigen für die mittlere neuronale Aktivierung diese Aussagen. Der hemmende bzw. bahnende Effekt der Reizung der RF-Peripherie ist für die maximalen und mittleren Entladungsraten unabhängig von der Reizstärke im RF-Zentrum. Die geringen Abweichungen der Daten von dieser Aussage bei niedrigsten Modulationsgraden können zumindest für die Hemmung aus der RF-Peripherie bei On-Zentrum-Neuronen durch Schwelleneffekte erklärt werden.

Die genauere Analyse ergab jedoch, daß der zeitliche Verlauf der Bahnung bzw. Hemmung - ausgewertet durch Differenzbildung in den PST-Histogrammen - unterschiedliche Impulsfrequenzen für aufeinanderfolgende Bins ergibt, derart, daß z.B. bei den On-Zentrum-Neuronen in Intervallen mit hoher Impulsrate bei Zentrumsreizung starke Hemmungseffekte durch die Peripherie erzeugt werden (Abb. 11).

Hieraus muß geschlossen werden, daß nach den vorliegenden Ergenissen jedenfalls für On-Zentrum-Neurone die Hemmung nicht nur eine Funktion des konstanten Peripheriereizes ist, sondern auch eine Funktion der Erregung des RF-Zentrums.

Ein einfaches lineares Modell für die Summation der Prozesse im RF-Zentrum und der RF-Peripherie eines On-Zentrum-Neurons

$$R^*_{C+P} = R^*_C + k.R^*_P \qquad (a)$$

ist also nur eingeschränkt gültig. Für die momentane Impulsrate gilt näherungsweise:

$$R^*_{C+P} = R^*_C + k.R^*_P \; (\alpha . R^*_C + 1) \qquad (b)$$

Die multiplikative Kopplung $\alpha.R^*_C.k.R^*_P$ zeigt die nicht-lineare Komponente.

$\alpha < 1$ ist eine Konstante, die durch die Steigung der Gleichung $y = \alpha . x + b$ (Abb. 11) bedingt ist.

R^*_P hat für On-Zentrum-Neurone einen negativen Wert (Hemmung). Da R^*_C näherungsweise sinusförmig verläuft, ergibt das zeitliche Integral der Gleichung (b), daß $\overline{R}_{C+P}$ in erster Näherung unabhängig von $\overline{R}_C$ wird.

Formelanhang

Es werden die Formeln, die der statistischen Auswertung der Daten zugrunde lagen, zusammengestellt.

Die Berechnung des Mittelwertes $\bar{X}$ von X_i Einzelwerten beruht auf :

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^{N} X_i}{N} \qquad (1)$$

Die Standardabweichung der Einzelwerte S berechnet sich nach

$$S = \pm \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{N} (X_i - \bar{X})^2}{N - 1}} \qquad (2)$$

während die in den Abbildungen 15-18 eingezeichnete Standardabweichung des Mittelwertes $S_{\bar{X}}$ sich aus Gl. (2) durch Multiplikation mit $\frac{1}{\sqrt{N}}$ ergibt

$$S_{\bar{X}} = \pm \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{N} (X_i - \bar{X})^2}{N\,(N-1)}} \qquad (3)$$

Die Geraden der linearen Regression wurden folgendermaßen berechnet

$$y = \bar{y} + b_{yx}\,(x - \bar{x}) \qquad (4a)$$

$$= a_{yx} + b_{yx} X \qquad (4b)$$

wobei b_{yx} die Steigung der Regressionsgeraden ist. Der Korrelationskoeffizient r wurde hier aus den Standardabweichungen gewonnen

$$r = S_{XY} / \sqrt{S_X . S_Y} \qquad (5)$$

Die Steigungen b_{yx} der Regressionsgeraden wurden dem t-Test der Student-Verteilung unterworfen

$$t = \frac{\overline{X} - u}{S} \cdot \sqrt{N} \qquad (6)$$

wobei u die Hypothese ist, mit der die Meßdaten verglichen werden. An den t-Test wurde die Bestimmung der Vertrauensgrenzen angeschlossen

$$V_u = \frac{\overline{X} - s\, t_{o,o5}}{\sqrt{N}} \qquad (7a)$$

$$V_o = \frac{\overline{X} + s\, t_{o,o5}}{\sqrt{N}} \qquad (7b)$$

$t_{o,o5}$ ist ein Tabellenwert, der je nach Strenge des Testes gewählt werden muß.

Tabelle

Tabelle der in die Abbildungen 15-18 eingezeichneten Funktionswerte (R_{max} und $\overline{R}$) des Modulationsgrades

Abb. 15

Mod.-grad	$R_{max\ C}$	$R_{max\ C+P}$	$\overline{R}_C$	$\overline{R}_{C+P}$
.96	172	116	67	42
.85	159	114	65	4o
.68	161	1o9	62	38
.4o	134	92	53	34
.25	112	66	45	24
.o5	44	31	23	14
S_o	21	19	17	9

Abb. 16

Mod.-grad	$R_{max\ C}$	$R_{max\ C+P}$	$\overline{R}_C$	$\overline{R}_{C+P}$
.96	1o9	145	26	37
.85	1oo	139	22	34
.68	92	12o	2o	32
.4o	6o	1o1	13	27
.25	5o	78	1o	22
.o5	8	24	1	8
S_o	o	1o	o	4

Tabelle (Forts.)

Abb. 17

Mod.-grad	$R_{max\ C}$	$R_{max\ C+P}$	$\overline{R}_C$	$\overline{R}_{C+P}$
.7o	123	136	32	39
.59	1o3	126	28	37
.42	84	1o8	23	32
.26	69	82	18	28
.14	33	46	1o	19
.o6	22	35	9	16
S_o	8	2o	5	1o

Abb. 18

Mod.-grad	$R_{max\ C}$	$R_{max\ C+P}$	$\overline{R}_C$	$\overline{R}_{C+P}$
.7o	151	133	57	43
.59	161	132	6o	42
.41	139	94	5o	32
.25	1o4	65	4o	28
.14	68	54	35	21
.o6	6o	3o	34	24
S_o	4o	23	29	19

Tabelle (zu Abb. 21 bzw. Abb. 15-18)

	Konst.	$R_{max\ C}$	$R_{max\ C+P}$	$\overline{R}_C$	$\overline{R}_{C+P}$
zu Abb. 15	α	652	309	178	105
	K_i	0,0051	0,0066	0,014	0,02
	$\alpha . K_i$	3,33	2,04	2,49	2,1
zu Abb. 16	α	233	386	42	109
	K_i	0,0048	0,0048	0,0151	0,0214
	$\alpha . K_i$	1,14	1,85	0,635	2,33
zu Abb. 17	α	243	276	52	95
	K_i	0,0033	0,0031	0,01	0,019
	$\alpha . K_i$	0,805	0,855	0,52	1,805
zu Abb. 18	α	342	197	68	36
	K_i	0,004	0,0014	0,011	0,0006
	$\alpha . K_i$	1,37	0,276	0,748	0,0216

Zusammenfassung

Es wurden bei 15 mit Pentobarbital-Na leicht narkotisierten Katzen Aktionspotentiale von 39 On- und Off-Zentrum-Neuronen des Tractus opticus mit Mikroelektroden abgeleitet.

Das RF-Zentrum wurde mit einem Lichtpunkt phasisch gereizt, während die RF-Peripherie mit einem konstanten Lichtring belichtet wurde. Die Amplitude des phasischen Reizes wurde sinusförmig moduliert, wobei der Modulationsgrad bei konstanter mittlerer Leuchtdichte veränderlich war.

1. Die Summation der Antworten aus dem RF-Zentrum und der RF-Peripherie erfolgte für R_{max} und $\overline{R}$ linear algebraisch. Diese Ergebnisse stehen in Einklang mit Untersuchungen von ENROTH-CUGELL und PINTO (1970, 1972).

2. Die Hemmung bzw. Bahnung der RF-Peripheriereize während sinusförmiger Belichtung des RF-Zentrums war für R_{max} und $\overline{R}$ unabhängig vom Modulationsgrad. Eine Abweichung hiervon ergab sich nur bei den niedrigsten Modulationsgraden, die teilweise durch Schwelleneffekte erklärt werden kann.

3. Die Untersuchung des zeitlichen Verlaufs von Hemmung und Bahnung aus der RF-Peripherie innerhalb einer Sinusperiode ergab für den hemmenden Effekt bei On-Zentrum-Neuronen eine Abhängigkeit von der Erregung im RF-Zentrum.

4. Die Abhängigkeit der maximalen und mittleren Entladungsraten von dem Modulationsgrad wurde untersucht. Es bot sich als Modellvorstellung an, die Daten durch eine einfache Gleichung zu beschreiben, welche multiplikative Vorwärtsinhibition (FURMAN 1965) annimmt. Die errechneten Funktionen

wurden mit ihren Konstanten angegeben und eingezeichnet. Die Anwendung des Modells setzt nicht-lineares Verhalten der Erregungssummation im RF-Zentrum voraus, was durch die nur geringen Abweichungen der errechneten Funktionen von den experimentell gewonnenen Daten bestätigt wird.

5. Die Konstanten K_i und $\alpha . K_i$ wurden graphisch in Bezug zu den Reizsituationen und Parametern gesetzt. Es wurden charakteristische Abhängigkeiten gefunden.

Es wurde über mögliche Modelle für 4. und den Ort der Summation von Erregung bzw. Hemmung aus der RF-Peripherie und Hemmung bzw. Erregung aus dem RF-Zentrum diskutiert. Als Summationspunkt wird die Ganglienzelle angenommen. Als Modell bietet sich für die momentane Impulsrate an:

$$R^*_{C+P} = R^*_C + k.R^*_P \ (\alpha.R^*_C+1)$$

Literaturverzeichnis

ADRIAN,E.D., MATTHEWS,R. — The Action of Light on the Eye. J.Physiol. 63, 378-414 (1927) J.Physiol. 64, 279-301 (1927) J.Physiol. 65, 273-298 (1928)

AMECKE-MÖNNINGHOFF,E., BUETTNER,U.W. — Die Wechselwirkung von rezeptivem Feldzentrum und rezeptiver Feldperipherie retinaler Neurone der Katze Teil I und II Pflügers Arch.Physiol. 319, R 152 (1970)

BAYLOR,D.A., FUORTES,M.G.F. — Electrical Responses of Single Cones in the Retina of the Turtle. J.Physiol. 207, 77-92 (1970)

BARLOW,H.B. — Summation and Inhibition in the Frog's Retina. J.Physiol. 119, 69-88 (1953)

BARLOW,H.B., FITZHUGH,R., KUFFLER,S.W. — Change of Organization of the Receptive Fields of the Cat's Retina during dark Adaptation. J.Physiol. 137, 338-354 (1957)

BEKESY,G.von — Neural Inhibitory Units of the Eye and Skin. Quantitative Description of Contrast Phenomena. J.Optic Soc.Amer. 50, 1060-1070 (1960)

BROWN,J.E., MAJOR,D. — Cat Retinal Ganglion Cell Dendritic Fields. Exp.Neurol. 15, 70-78 (1966)

BÜTTNER,Chr., BÜTTNER,U., GRÜSSER,O.-J. Interaction of Excitation and Direct Inhibition in the Receptive Field Center of Retinal Neurons. Pflügers Arch.Physiol. 322, 1-21 (1971)

BÜTTNER,U., GRÜSSER,O.-J. Quantitative Untersuchungen der räumlichen Erregungssummation im rezeptiven Feld retinaler Neurone der Katze. I. Reizung mit zwei synchronen Lichtpunkten. Kybernetik 4, 81-94 (1968)

CLELAND,B., ENROTH-CUGELL,Chr. Cat Retinal Ganglion Cell Responses to Changing Light Intensities: Sinusoidal Modulation in the Time Domain. Acta Physiol. Scand. 68, 365-381 (1966)

CREUTZFELDT,O.D., SAKMANN,B., SCHEICH,H., KORN,A. Sensitivity Distribution and Spatial Summation within Receptive Field Center of Retinal On-Center Ganglion Cells and Transfer Function of the Retina. J.Neurophysiol. 33, 654-672 (1970)

DOMBERG,H. Die Veränderung der Größe des rezeptiven Feldzentrums retinaler On-Zentrum-Neurone der Katze bei verschiedener Lichtadaptation. Med. Inaugural-Dissertation (1972) FU Berlin

DOWLING,J.E. Organization of Vertebrate Retinas. Invest. Ophthalmology 9, 655-680 (1970)

DOWLING,J.E., BOYCOTT,B.B. — Organization of the Primate Retina: Electron Microscopy. Proc.Roy.Soc. B 166, 8o-111 (1966)

ENROTH-CUGELL,Chr., PINTO,L. — Algebraic Summation of Centre and Surround Inputs to Retinal Ganglion Cells of the Cats. Nature, 226, 458-459 (197o)

ENROTH-CUGELL,Chr., PINTO,L. — Properties of the Surround Response Mechanism of Cat Retinal Ganglion Cells and Centre-Surround Interaction. J.Physiol. 22o. 4o3-439 (1972)

ENROTH-CUGELL,Chr., ROBSON,J. — The Contrast Sensitivity of Retinal Ganglion Cells of the Cat. J.Physiol. 187, 517-552 (1966)

EYSEL,U.Th., GRÜSSER,O.-J. — The Impulse Pattern of Muscle Spindle Afferents. A Statistical Analysis of Response to Static and Sinusoidal Stimulation. Pflügers Arch.Physiol. 315, 1-26 (197o)

FREUND,H.-J., GRÜNEWALD,G. — Räumliche Summation und Hemmungsvorgänge im rezeptiven Feldzentrum von Retina-Neuronen der Katze. Exp.Brain Res. 8, 37-52 (1969)

FURMAN,C.G. — Comparison of Models for Subtractive and Shunting Lateral Inhibition in Receptor-Neuron Fields. Kybernetik 2, 257-274 (1965)

GRANIT,R. The Organization of the Vertebrate Retinal Elements. Erg. Physiol. 46, 31-7c (195o)

GRÜSSER,O.-J. A Quantitative Analysis of Spatial Summation of Excitation and Inhibition within the Receptive Field of Retinal Ganglion Cells of Cats. Vision Res. im Druck (1971)

GRÜSSER,O.-J., SCHAIBLE,D., VIERKANT,J. A Quantitative Analysis of the Spatial Summation within the Receptive Field Centers of Retinal Neurons. Pflügers Arch.Physiol. 319, 1o1-121 (197o)

HARTLINE,H.K. Impulses in Single Optic Nerve Fibers of the Vertebrate Retina. Amer.J.Physiol. 113, 59-6o (1935)

HARTLINE,H.K. The Response of Single Optic Nerve Fibers in the Vertebrate Eye to Illumination of the Retina. Amer.J.Physiol. 121, 4oo-415 (1938)

HARTLINE,H.K. The Receptive Fields of Optic Nerve Fibers. Amer.J.Physiol. 13o, 69o-699 (194o a)

HARTLINE,H.K. The Effects of Spatial Summation in the Retina on the Excitation of the Fibers of the Optic Nerve. Amer.J.Physiol. 13o, 7oo-711 (194o b)

HARTLINE,H.K., RATLIFF,F. — Inhibitory Interaction of Receptor Units in the Eye of Limulus. J.Gen.Physiol. 4o, 337-376 (1957)

HARTLINE,H.K., RATLIFF,F. — Spatial Summation of Inhibitory Influences in the Eye of Limulus and the Mutual Interaction of Receptor Units. J.Gen.Physiol. 41, 1o49-1o66 (1958)

HERING,E. — Zur Lehre der Lichtsinne. II. Über simultanen Lichtkontrast. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathematisch - Naturwissenschaftliche Classe Abt. III. 68, 186-2o1 (1874) in: Wissenschaftliche Abhandlungen, Bd. I, 186-2o1 Georg Thieme Verlag, Leipzig 1931

HUBEL,D.H. — Tungsten Microelectrode for Recording from Single Units. Science, 125, 549-55o (1957)

HUGHES,G.W., MAFFEI,L. — Retinal Ganglion Cell Response to Sinusoidal Light Stimulation. J.Neurophysiol. 29, 333-352 (1966)

KANEKO, A , HASHIMOTO,H. — Electrophysiological Study of Single Neurons in the Inner Nuclear Layer of the Carp Retina. Vision Res. 9, 37 (1969)

KUFFLER,S.W. Neurons in the Retina:Organization Inhibition and Excitation Problems. Cold Spring Harbour Symp. Quant.Biology XVII, 281-292 (1952)

KUFFLER,S.W. Discharge Patterns and Functional Organization of Mammalian Retina. J.Neurophysiol. 16, 37-68 (1953)

LEICESTER,J., STONE,J. Ganglion Amacrine and Horizontal Cells of the Cat's Retina. Vision Res. 7, 695-705 (1967)

LUNKENHEIMER,U., GRÜSSER,O.-J. Nicht lineare Übertragungseigenschaften retinaler Neurone der Katze. Pflügers Arch. Physiol. 291, R 88 (1966)

MACH,E. Über die Wirkung der räumlichen Verteilung des Lichtreizes auf die Netzhaut. Sitzungsbericht der math.-nat. Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 52, 303-322 (1865) 54, 131-144 (1866) 54, 393-408 (1866) 57, 11- 19)1868)

MAFFEI,L. Inhibitory and Facilitatory Spatial Interactions in Retinal Receptive Fields. Vision Res. 8, 1187-1194 (1968)

MAFFEI,L., CERVETTO,L. Dynamic Interactions in Retinal Receptive Fields. Vision Res. 8, 1299-1303 (1968)

MAFFEI,L., CERVETTO,E., FIORENTINI,A. Transfer Characteristics of Excitation and Inhibition in Cat Retinal Ganglion Cells. J.Neurophysiol. 33, 276-284 (197o)

Mc ILWAIN,J.T. Some Evidence Concerning the Physiological Basis of the Periphery Effect in the Cat's Retina. Exp.Brain Res. 1, 265-271 (1966)

RACKENSPERGER,W. Die Reaktion einzelner Retinaneurone auf sinusförmige Leuchtdichtemodulation. Med. Inaugural-Dissertation (1967) FU Berlin

REISS,R.F. A Theory and Simulation of Rhythmic Behaviour due to Reciprocal Inhibition in Small Nerve Nets. Proc.Spr. Joint Comp.Conf. Am.Fed. of Inf. Proc. Soc. 171-193 (1962)

RODIECK,R.W. Quantitative Analysis of Cat Retinal Ganglion Cell Response to Visual Stimuli. Vision Res. 5, 583-6o1 (1965)

RODIECK,R.W., STONE,J. Analysis of Receptive Fields of Cat Retinal Ganglion Cells. J.Neurophysiol. 28, 833-845 (1965 b)

SPINELLI,D.N. Visual Receptive Fields of the Cat's Retina: Complications. Science 152, 1768-1769 (1966)

STONE,J.,
FABIAN,M.
Summing Properties of the Cat's Retinal Ganglion Cell.
Vision Res. 8, 1023-1040 (1968)

SVAETICHIN,G.,
GRANIT,R.
Principles and Technique of the Electrophysiological Analysis of Colour Reception with the Aid of Microelectrodes.
Upsala läkaref. förh. 65, 161-177 (1939)

WAGNER,H.G.,
Mac NICHOL,E.F.,
WOLBARSHT,M.L.
Functional Basis for "On-Center" and "Off-Center" Receptive Fields in the Retina.
J. Optic Soc. Amer. 53, 66-70 (1963)

WILSON,D.M.
Central Nervous Mechanisms for Generation of Rhythmic Behaviour in Arthropode.
Symp.Soc.Exp.Biol. 20, 199-227 (1966)

Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser danke ich für die Stellung des Themas und seine Unterstützung bei der Durchführung der Arbeit.

Lebenslauf

Am 1.6.1947 wurde ich in Lüneburg geboren.
Ostern 1953 begann meine Grundschulzeit in Oberhausen/Rhld..
Wenige Monate später übersiedelte die Familie nach Brasilien (Araruama, Niteroi). Dort besuchte ich die Grundschule.
November 1958 kehrten wir nach Deutschland (Herdecke-Ruhr) zurück. Von nun an besuchte ich das Humboldt-Gymnasium in Dortmund und bestand im Herbst 1966 das Abitur. Im WS 1966/67 begann ich in Köln Humanmedizin zu studieren, wechselte nach drei Semestern zur FU Berlin, wo ich im WS 68/69 das Physikum bestand. Anschließend begann ich in der neurophysiologischen Abteilung des physiologischen Institutes der FU mit den Experimenten zu meiner Doktorarbeit. Zum SS 1971 wechselte ich nach Wien, anschließend nach Heidelberg, wo ich im Sommer 1972 das Staatsexamen absolvierte. Im WS 72/73 habe ich begonnen, Physik zu studieren.

Druck:

Der Präsident der Freien Universität Berlin
- Universitätsdruckerei -

1 Berlin 41, Kelchstraße 31